Zur Geschichte der Formentwicklung der roburoiden Eichen

von

Franz Krasan.

(Mit Tafel IV und V.)

Die Formabänderungen, welche bei den lebenden Arten unserer Eichen stattfinden, lassen sich gegenwärtig nur von einer Seite mit einigem Erfolg ins Auge fassen, nämlich insofern als die uns wohl bekannten Existenzbedingungen dieser Pflanzen dabei beteiligt sind, das sind vorzugsweise klimatische Faktoren und die substanzielle Beschaffenheit des Bodens.

Diese zweifachen Agentien sind im allgemeinen zwischen weiten Grenzen variabel, aber für die Gestaltung der Pflanze gewinnen sie erst dann eine Bedeutung, wenn sie ein oder das andere Extrem ihrer Amplitude erreicht haben. So kann z. B. die S t i e l e i c h e während der Vegetationsperiode, welche in Steiermark gegen Ende April bei ca. + 12° C. beginnt, eine Depression der Temperatur bis 0° und eine Elevation bis 38° C. ohne Schaden, aber auch ohne irgend welche Folgen für ihre herkömmliche Gestalt ertragen; kommt aber während oder kurz nach der Belaubung ein Frost über sie, so werden die Blätter versengt, mitunter auch ganz getötet, und es stellt sich ein neuer Trieb ein, der in Bezug auf Blattform mehr oder weniger von dem ersten abweicht. Dasselbe lässt sich von Q. p u b e s c e n s sagen und nicht minder von Q. s e s s i l i f l o r a, nur dass für die letztere die obere Grenze der Temperatur-Amplitude nicht so hoch zu liegen scheint; allein die Veränderungen, welche beide durch den Frost in ihrer Wachstumsökonomie erleiden, sind noch auffallender als bei Q. p e d u n c u l a t a.

Welche Folgen die Überschreitung der oberen Temperaturgrenze bei den genannten Eichenarten nach sich zieht, habe ich nicht Gelegenheit gehabt zu beobachten, weil weder in Steiermark, noch in Krain und im Küstenland, überhaupt in dem von mir zu Eichenstudien auserkorenen Florengebiete, das Maximum der Temperatur an Orten, wo diese Bäume wachsen, 36° bis 40° C. (im Schatten) öfters zu überschreiten pflegt; ist es aber der Fall, so hält der Excess der Wärme nur kurze Zeit an, jedenfalls nicht lange genug, um an der Vegetation bemerkbare Spuren zu hinterlassen.

Es lässt sich jedoch annehmen, dass, wenn jene Maxima, welche wir als obere Grenze der Temperatur-Amplitude für die Eiche betrachten, öfter wiederkehren und von längerer Dauer sein würden, auch eine Störung des Wachstums, begleitet von einem abnormen Triebe, noch in demselben Herbste oder im folgenden Frühjahr nicht ausbleiben würde; denn mir wenigstens scheint es natürlich, dass abnorme Temperaturen, sei es dass sie durch einen Excess der Wärme, oder durch einen extremen Mangel derselben bedingt sind, auch mehr oder weniger abnorme Assimilations- und Baustoffe erzeugen, die alsdann notwendig an den betreffenden Teilen in der einen oder in der anderen Weise modifizirte Organe hervorbringen müssten.

Ich habe diese Voraussetzung gemacht lange bevor ich über ein so reiches Beobachtungsmaterial verfügen konnte, das mir nun diesen Zusammenhang zwischen der Form des Organs und der Qualität der ihm zu Grunde liegenden Assimilations- und Baustoffe als eine unleugbare Thatsache erscheinen lässt.

Jedoch möchte ich nicht behaupten, dass die Modifikation der substanziellen Beschaffenheit derart sein müsse, dass der Chemiker sie durch ein Reagens zu fixiren imstande sei, vielmehr handelt es sich hier um eine substanzielle Veränderung, welche sich in ihrem eigentlichen Wesen der chemischen Analyse entzieht; denn wo die Degeneration der Baustoffe so weit gediehen ist, dass der Chemiker sie qualifiziren könnte, da dürfte die Pflanze oder der betreffende Teil derselben nahezu tot und daher für die weitere Gestaltung des Individuums bedeutungslos sein.

Allein hier ist die im Tierreich so leicht überschreitbare Grenze zwischen Leben und Tod von ganz anderer Art, es ist dieses letzte Stadium der Existenz ein ganz mächtiges Intervall, zwischen dessen scheinbar engen Grenzen sich gar wunderbare Dinge vollziehen. Weil zudem der normale Gesundheitszustand ganz allmählich und unbemerkbar in den der Krankheit übergeht, und weil die in diesem Zustande hervortretende Formentartung der betroffenen Organe mit stofflicher Veränderung der organischen Pflanzensäfte auf das Engste verknüpft ist, so darf man per analogiam daraus schließen, dass auch den durch Fröste affizirten, aber nicht kränkelnden Pflanzenteilen entsprossenden Blatt- und Fruchtformen stoffliche Änderungen zu Grunde liegen; denn es braucht ja nur die Frostwirkung eine intensive zu sein, so stellt sich eine auch äußerlich deutlich wahrnehmbare Zersetzung oder wie immer zu nennende Entartung der Säfte ein, begleitet von unverkennbaren Missbildungen in Form von Verkrümmung, Runzelung, örtlicher Verdickung des Zellgewebes, Auftreten rostbrauner Flecken, Bleichsucht u. dgl., bevor der wirkliche Tod erfolgt. Oft sehen wir einen Baumast Jahre hindurch auffallend kränkeln, aber, obschon in den letzten Zügen, bringt er kurz vor dem Tode reichlich Blätter hervor, Blätter allerdings, die keine Ähnlichkeit mit dem gesunden und normalen Laub der

Pflanze haben. Dies gilt von denjenigen Ästen eines Baumes, welche durch öfter wiederkehrende Störung des Wachstums infolge von Frühjahrsfrösten oder durch jährlichen Raupenfraß u. dgl. derart geschwächt werden, dass sie allmählich absterben; erfolgt aber das Siechen und der Tod infolge allgemeiner Erschöpfung, so ist das Laub an der kranken, bez. toten Pflanze seiner Form nach in der Regel nicht anders als an der gesunden.[1])

Ist es auch unmöglich, die Grenze zwischen normal und abnorm, gesund und krank festzustellen, so gewinnen wir doch, wenn wir den Wachstumsvorgängen, welche unter wesentlichen Störungen des Organismus vorsichgehen, eifrig nachspüren, nach und nach die Überzeugung, dass viele sehr wichtige Formerscheinungen des Pflanzenreichs auf Krankheitsursachen zurückzuführen sind.

Es giebt zunächst Einflüsse, welche bei den Pflanzen die Empfänglichkeit für Reize steigern; es setzt aber in der Regel jede Art des Reizes auch eine eigene Art der ihn fördernden Agentien voraus; diejenigen Umstände z. B., welche den Heliotropismus begünstigen, können nicht auch die Fähigkeit der Pflanze vermehren, sogen. Darwin'sche Krümmungen zu vollbringen. Das finden wir a priori ganz natürlich, weil es ja sonst nur einerlei Reize geben würde.

Anders verhält es sich mit den auslösenden Reizursachen; da können allerdings die verschiedensten mechanischen Anstöße, Verletzungen, Darreichung gewisser Nahrungsstoffe im Übermaße etc. mitunter die gleichen Reizwirkungen zur Folge haben. Man kann z. B. bei jungen Pflänzchen von Taraxacum im Frühjahr epinastische Krümmungen der Blattfläche durch Behandlung des Erdreichs mit Chlornatrium hervorrufen, aber dieselbe Erscheinung bewirkt an den jungen Eichenblättern im Frühjahr der Frost, wenn er dieselben im richtigen Entwicklungsstadium überrascht.

Die Reizbarkeit aber, von welcher die hier zu erörternden Erscheinun-

---

1) Auf den Beobachter macht die Erscheinung zunächst den Eindruck, wie wenn die Pflanze in jenen Teilen, welche durch die angeführten Ursachen öfters gestört worden sind, irre geworden wäre, da anfangs nur unsymmetrische, auf das mannigfaltigste verunstaltete Blätter zum Vorschein kommen. Hat jedoch die Pflanze (beziehungsweise der affizirte Teil derselben) den kritischen Moment der unmittelbaren Einwirkung der störenden Ursache glücklich überschritten, so stellt sich alsdann nach und nach ein regelmäßigerer Gestaltungstrieb ein, was sich in den symmetrischen Formen der nachfolgenden Blätter zu erkennen giebt. Doch sind diese Formen noch beiweitem nicht gleichbedeutend mit der Normalgestalt des Blattes, sondern vielmehr gewissen Formen aus der Urzeit zu vergleichen. Man sieht z. B. unter solchen Umständen einzelne Zweige bei Q. sessiliflora lauter längliche, mehr oder weniger schmale, aber ganzrandige und lederige Blätter hervorbringen, welche auffallend mit denen gewisser Eichen aus der Eocenzeit übereinstimmen. Beachtenswert ist es hier vor allem, dass der herkömmliche Gestaltungstrieb früher erlischt, als das Leben des Individuums.

gen abhängig sind, entspricht dem jeweiligen Grade der Kränklichkeit der Pflanze oder eines Teiles derselben, letztere aber erscheint als eine Folge öfterer Störungen des Wachstums durch Fröste, Angriffe von Insekten, Verstümmelung durch Menschen und weidende Tiere etc. Bei höheren Graden der Empfindsamkeit genügt z. B. der Anstich der Mittelrippe durch ein Insekt, um eine merkliche Abweichung von der gewöhnlichen Gestaltungsrichtung zu bewirken. Unter sonst gleichen Umständen wird die Reizfähigkeit durch intensiveres Licht, höhere Temperatur, gewisse specifische Bodenbestandteile gesteigert. Der Kalkboden z. B. erweist sich im allgemeinen als sehr wirksam bei Q. sessiliflora und Q. pubescens.

Ich muss leider auf eine kapitelweise Behandlung der hier zur Sprache kommenden Erscheinungen verzichten, da solche Dinge, sich wechselseitig ergänzend, derart in einander greifen, dass eine strengere Scheidung, unter Vermeidung eines öfteren Herüber- und Hinübergreifens, unmöglich ist.

Wirkungen der Maifröste.

Die Frühjahrsfröste, von denen fast alle Gegenden Mitteleuropas, besonders aber jene, welche nahe an den Alpen gelegen sind, in der gegenwärtigen Periode heimgesucht werden, stellen sich in der Regel in der ersten Hälfte des Monates Mai ein, wenn also die heimischen Bäume und Sträucher sich sämtlich belaubt haben. Aprilfröste überraschen bisweilen auch die eben in der Entfaltung begriffene Laubvegetation, sie bewirken aber beiweitem keine so tief eingreifende Störung der Wachstumsökonomie der Pflanzen, als die Maifröste, weil in jenem Monate meist noch nicht alle Knospen bereits aufgebrochen sind beim Eintritt des Frostes, doch können sie mitunter Folgen nach sich ziehen wie diese, und das ist natürlich dann der Fall, wenn die Vegetation wegen zu früh eingetretener hoher Temperaturen einen rascheren Gang als sonst eingeschlagen hat. Auch die zweite Hälfte des Mai ist noch keineswegs vor dem Frostschaden sicher; indes wird bei vorgerückterer Jahreszeit die Gefahr bedeutend geringer.

Nie kommt der Frost unvermittelt, man beobachtet vielmehr stets ein vorausgehendes allmähliches oder rasches Sinken der Temperatur bis auf etliche wenige Grade über 0. Folgt derselbe auf längere Zeit anhaltendes Trockenwetter, so zeigt sich die Vegetation viel widerstandsfähiger, als unmittelbar nach einem nassen Wetter.

Was nun die durch den Frost verursachte Beschädigung der jungen, eben dem Knospenzustand entwachsenen Sprosse anbelangt, so lassen sich je nach der Intensität desselben, je nach der Altersstufe und dem Entwicklungsgrade des Laubes, je nach der Widerstandsfähigkeit der betroffenen Pflanzenteile, mehrere Abstufungen unterscheiden, sogar auf ein und demselben Blatte.

Nur bei stärkerer Frosteinwirkung stirbt das ganze Blatt mitsamt dem

Sprosse ab; eine schwächere Affektion bewirkt nur das Absterben der Blattspitze, wobei sich aber der übrig gebliebene Teil der Lamina epinastisch krümmt. Die verstümmelten Blätter funktioniren übrigens noch beinahe durch den ganzen Sommer, nur werden sie allmählich bleicher, der Spross erlangt nur 5—10 mm Länge, selten mehr; doch schließt er sein Wachstum mit einer kleinen, anscheinend normal aussehenden Terminalknospe ab.

Mittlerweile, während diese vom Froste hart mitgenommenen Sprosse ein kümmerliches Leben fristen, entwickeln sich, noch im Laufe des Monates Mai, neue, und zwar aus denjenigen Knospen, welche zur Zeit des Frostes noch nicht aufgesprungen waren. Ihre Blätter nehmen eine normale Form und Größe an. Anders verhält es sich aber mit denjenigen Knospen, welche eben im Begriffe waren, ihre Schuppen abzuwerfen, als der Frost sie überraschte: diese liefern noch mehr verkürzte Sprosse, ja bei manchen wird die Sprossaxe kaum sichtbar, und es entwickeln sich daran nur ein oder zwei (seltener mehr) meist deformirte Blätter von ungewöhnlicher Größe und derber lederiger Textur. Diese Blätter wachsen längere Zeit als die gewöhnlichen; dabei ist allerdings das Wachstum ein sehr langsames.

Lange zögern diese Knospen mit ihrer wirklichen Entfaltung, ja man möchte, nach einem ein- bis zweiwöchentlichen Stillstand, vermuten, dass sie abgestorben sind oder doch in den nächsten Tagen absterben müssten. Je länger der Stillstand dauert, desto ungewöhnlicher erscheinen die Blätter (doch ohne ganz unsymmetrisch zu sein), die ihnen entsprossen. Auch in diesem Falle schließt noch im Laufe des Mai der Spross mit einer Terminalknospe ab, die gewöhnlich später im Sommer aufspringt, um zu einem neuen Spross, jedoch mit viel kleineren, schmäleren und tief eingeschnittenen Blättern auszuwachsen.

Ist aber ein ganzer Ast vom Froste hart betroffen worden, so wird nicht nur eine auffallende Verlangsamung der Knospenentfaltung oder Belaubung daran beobachtet, sondern auch eine ganz eigene Art von Deformation der Blätter: diese erscheinen nämlich zwar verdickt, mehr oder weniger steif und lederig, aber es zeigt sich dabei ein mitunter hochgradiger Schwund der Blattsubstanz, mit unverkennbarer Tendenz zur Fiederspaltigkeit oder Schizophyllosis[1]; dabei sind die Primär- und Sekundärnerven verdickt, und letztere entspringen unter verschiedenen Winkeln, während ihr weiterer Verlauf eine mehrfache, bisweilen schwache, bisweilen auch stärkere Schlängelung wahrnehmen lässt. Solche Äste und Zweige verhalten sich also merklich anders als die übrigen: es sind dies solche, welche in den vorausgegangenen Jahren durch Insektenfraß stark gelitten haben; sie erscheinen infolge dessen außerordentlich empfindlich gegen den Frost.

---

1) Nicht selten sieht man daneben das andere Extrem: das ganz ungeteilte Blatt.

Sehen wir nun, was im weiteren Verlaufe mit denjenigen Sprossen geschieht, welche sich aus den vom Froste verschonten Knospen entwickelt haben. Diese wachsen zwei bis drei Wochen, dann tritt eine 20- bis 30-tägige Pause (Ruheperiode) ein, und ungefähr um die Zeit der Sonnenwende öffnen sich die Terminalknospen; aus denselben gehen Sprosse hervor, deren Blätter nichts Unsymmetrisches an sich haben, vielmehr gleichmäßig ausgebildet erscheinen; aber sie sind auffallend gegen die Basis verschmälert (keilförmig zugespitzt), während die Spreite, mit Ausnahme des grundständigen Teiles, tiefeingeschnitten, also fiederspaltig (bisweilen sogar doppelt-fiederspaltig) ist, mit länglichen gespitzten, seltener stumpflichen Loben. Sie sind übrigens von gleicher Konsistenz und Textur wie die normalen.

Um sich einigermaßen Rechenschaft von den Ursachen dieser merkwürdigen Erscheinung geben zu können, möge man den Umstand beachten, dass jeder Trieb, der andere als die gewöhnlichen Blätter hervorbringt, weit in der Jahreszeit vorgerückt ist. Um diese Zeit wirkt ein intensiveres Licht und eine beträchtlich höhere Temperatur auf die Assimilationsprodukte und Baustoffe der Pflanze ein als Anfangs Mai; auch haben letztere, bevor sie durch den Trieb in Anspruch genommen wurden, nicht überwintert, also nicht die gewöhnliche halbjährige Ruheperiode durchgemacht.

Dies alles lässt uns auf eine substanzielle Verschiedenheit der hier zur Verwendung kommenden Assimilationsprodukte der Pflanze schließen, doch keineswegs vermögen wir den eigentlichen Schlüssel zur Enträtselung obiger Formerscheinungen in einer bloßen Differenz der Baustoffe zu erblicken: diese wird wohl eine mitbedingende, aber kaum die ausschließliche Ursache derselben sein, weil sonst alle unter solchen Umständen entstehenden Blätter von gleicher Form und Konsistenz sein müssten.

Gäbe es keine Frühjahrsfröste, keinen Insektenfraß, keine mechanischen Beschädigungen durch den Menschen, keine Verstümmelungen durch den Biss weidender Tiere etc., mit einem Worte: würde die Eiche jahraus-jahrein ungestört wachsen, bloß jenem Temperaturwechsel ausgesetzt, den auch bei dem mildesten Charakter des Klima die Jahreszeiten in unseren geographischen Breiten notwendig mit sich bringen, so dürften wir getrost annehmen, dass jeder Baum derselben Art stets nur gleiche Blätter hervorbringen würde, und diese Blätter könnten keine anderen sein, als diejenigen, welche wir als die normalen der betreffenden Eichenspecies betrachten und auf welche allein der Diagnostiker Rücksicht zu nehmen hat. (Fig. 1, 2.)

Eine sorgfältige Beobachtung im Freien wird uns aber auch zu einer noch weiteren Annahme berechtigen: ich meine nämlich, dass wir nach und nach erkennen werden, dass unter obigen Voraussetzungen nicht nur die Blätter an einem und demselben Baume alle gleichförmig sein würden,

sondern dass auch ein zweiter, dritter, vierter . . . Baum eben solche Blätter tragen müsste. Ich erschließe das aus folgenden Thatsachen:

1. So weit meine bisherigen Wahrnehmungen bei fleißigen Beobachtungen der Eichenbestände und der Eichenvegetation im österreichischen Küstenland, Steiermark und Krain reichen, habe ich stets dort, wo der Frost nie oder nur sehr selten und in schwächerem Grade die Landschaft heimsucht, eine unverkennbare Gleichförmigkeit des Blattes bei allen drei Arten unserer einheimischen Eichen gefunden; es gleicht da ein Blatt dem anderen, ein Baum dem anderen, wenn keine Verstümmelungen der Pflanzen durch Menschen, weidende Tiere oder Insekten stattgefunden haben. Es zeigt sich das ganz deutlich in der oberen Weingebirgsregion (von 400 bis 600 m abs. Höhe) in Steiermark und Krain und in allen Gegenden des adriatischen Küstenlandes, soweit diese Eichen wachsen und ein warmes italisches Klima herrscht.

2. Wenn eine Gegend öfters vom Froste heimgesucht wird, und ich unterzog diejenigen Örtlichkeiten, wo derselbe besonders intensiv aufzutreten pflegt, einer näheren Prüfung, so fand ich gerade dort an den Eichen die oben beschriebenen Formerscheinungen des Blattes in all' ihrer charakteristischen Mannigfaltigkeit am meisten entwickelt.

3. Wie der Frühjahrsfrost in ein und derselben Gegend vorzugsweise an gewissen Lokalitäten in besonders empfindlicher Weise die Vegetation zu treffen pflegt, so finden sich auch schädigende Insekten (Raupen, Maikäfer etc.) vorzugsweise an bestimmten Plätzen ein, und wieder hier beobachtete ich an den Eichen die obigen Erscheinungen sehr häufig: sie sind an solchen Stellen unausbleiblich.

4. Die auffallendsten Anomalien des Blattes, sowohl was die Umrisse, als auch die Konsistenz und Textur anbelangt, die abweichendsten (wenn auch nicht durchaus degenerirten) Formen neben normalen Blättern auf ein und demselben Stamme kommen dort vor, wo beide genannten Faktoren zusammenwirken. Denn ich habe gefunden, dass die vom Froste affizirten Bäume und Sträucher am meisten von Insekten aufgesucht werden, und anderseits die durch öfteren Insektenfraß und Anstich geschwächten Exemplare, beziehungsweise deren einzelne Teile (Äste, Zweige) am leichtesten dem Froste erliegen. Wenn solche aber dennoch am Leben bleiben, so kränkeln sie Jahre lang und zeigen sich gegen jeden folgenden Frost empfindlicher. Anderseits bedingt der Frost für sich allein schon eine so hochgradige Empfindlichkeit der betroffenen Organe (Äste, Zweige) gegen jede folgende Störung, dass schon geringfügige Verletzungen durch Insekten Anomalien in der Form und Textur des Laubes herbeiführen.

Um von da an in der richtigen Beurteilung der fragwürdigen Phänomene einen sicheren, weiter führenden Schritt thun zu können, wird es nötig sein, jene problematischen Blattformen mit denen anderer lebender

Eichenarten und mit den nächst verwandten fossilen zu vergleichen. Es soll dies im Folgenden zunächst mit Rücksicht auf Q. sessiliflora geschehen.

Quercus sessiliflora.

Bei Graz, Leibnitz, Cilli und anderwärts in Steiermark, ferner in mehren Gegenden Kroatiens kommen einzelne Bäume dieser Art vor, die ein nahezu gleichförmiges Laub haben, wahrscheinlich, weil sie dem Froste oder den Insekten, oder auch beiden schädigenden Faktoren besser widerstehen als die meisten anderen. Wer aber die südeuropäischen Eichen gut kennt und jene großen Blätter genau anschaut, durch welche sich jene Bäume auszeichnen, dem kann die Wahrnehmung nicht entgehen, dass sie denen der Q. Mirbeckii Du Rieu (Q. australis Lam.) sowohl in den Umrissen als auch in der Textur der Blattsubstanz außerordentlich ähnlich sind. Wären die Loben etwas spitzer und in der Zahl 8—9 (statt 5—7) vorhanden, so könnten die Umrisse vollkommen gleich genannt werden.

Allerdings ist Q. Mirbeckii, welche bekanntlich zur Lusitanica-Gruppe der Abteilung Galliferae Endl. gehört, gegenwärtig in Europa nur in einzelnen Gegenden des südlichen Spaniens, z. B. bei Algeciras unweit Gibraltar, einheimisch, allein die Zusammengehörigkeit der beiden Formen, oder doch wenigstens ihre sehr nahe Verwandtschaft, ist unverkennbar, und dürfte die Übereinstimmung in der Pliocenzeit, als diese Eiche noch das südliche Frankreich bis zum 46. Parallelgrad bewohnte, zu einer Zeit, wo der Typus der Q. sessiliflora bereits existirte, noch größer gewesen sein, wie aus Figg. 7, 8, 9 zu ersehen ist.

Die morphologischen Verschiedenheiten der beiden Arten Q. Mirbeckii und Q. sessiliflora treten zunächst in der Beschaffenheit des Blattes hervor: dieses ist bei der letzteren mehr oder weniger am Grunde gespitzt, gegen die Basis verschmälert, während sich die Blattfläche über der Mitte beträchtlich erweitert; die Buchten sind tiefer, die Loben länger als bei Q. Mirbeckii. Letztere hat an der Basis der Lamina eine offene breite Ausbuchtung, das Blatt erscheint daher am Grunde herzförmig; der Umriss ist nicht verkehrt-eiförmig, sondern länglich-elliptisch, da sich die Fläche nach vorn nicht erweitert. In der Konsistenz erscheint das Blatt der Q. Mirbeckii derb, lederig, steif; es hat einen verhältnismäßig langen (1,5—3 cm), auf der Oberseite verflachten Stiel, während derselbe bei Q. sessiliflora zwar von gleicher Länge, aber oberseits mit einer Längsfurche versehen ist. Nur im Jugendzustand ist das Blatt dieser letzteren Eiche, und zwar auf der Unterseite, mit einem grauen Filz überzogen; derselbe ist jedoch dünn, spinnwebartig und kann wohl als ein Rest einer ursprünglichen reichlicheren Filzbehaarung betrachtet werden, denn die haarigen Eichen verkahlen, wenn sie in nördlicheren kälteren Klimaten von dem ihnen von Natur entsprechenden Kalkboden auf kalk-

freien Kieselboden übersiedeln. Dabei erleidet auch die Cupula eine nicht unbedeutende Metamorphose, insofern, als die Schuppen an Zahl abnehmen und daher (besonders gegen die Basis des Bechers zu) weiter auseinander rücken. Auch die Becherwand verliert ihren Filz: die Cupula erscheint kahl. Die größte Änderung vollzieht sich aber in der Wärmeökonomie der Pflanze, wie ich bereits einmal (Bd. VII. S. 101) gezeigt habe.

In ihrer Heimat verkahlt die südspanische Q. Mirbeckii zu einer gewissen Zeit auch, doch nur an den Blättern, und dieses geschieht im Herbst und Winter in den kühleren Positionen und im Frühjahr des nächsten Jahres in den wärmeren, zu einer Zeit, wo bereits die neuen Triebe in ihrem weißen flockigen Filze zum Vorschein kommen.

Unter denjenigen verkahlenden, d. h. nur im Jugendzustand unterseits grauhaarigen Eichen (mit sitzenden oder ganz kurz gestielten Früchten), die insgesamt zur Q. sessiliflora oder, wenn sie das Haar längere Zeit behalten, zu Q. pubescens Aut. gezogen werden, bemerken wir nicht selten auch noch zwei andere, gewöhnlich strauchige Formen, die nicht recht zur normalen Q. sessiliflora passen. Sie haben kleine dickliche, nur 2—4,5 cm lange, oberseits dunkelgrüne stark glänzende, teils verkehrt eiförmige, teils elliptische Blätter, die am Grunde nicht gespitzt, sondern mehr oder weniger gebuchtet oder rasch zusammengezogen sind mit kurzem (0,2 bis 0,5 cm messenden) und längerem (1 bis 1,5 cm) Stiel. Stets ist die Lamina nur seicht gebuchtet, die Loben sind meist stumpf, bisweilen auch gespitzt. Das elliptische, am Grunde herzförmige Blatt stimmt in seinen Umrissen auffallend mit jenem von Q. Lusitanica f. faginea DC (Fig. 10), und das fast sitzende, das Haar hartnäckiger behaltende verkehrt-eiförmige erinnert unverkennbar an Q. humilis Lam., eine gleichfalls kleinblättrige Eiche Portugals und des südwestlichen Spaniens (Fig. 12—15).

Beim Anblick dieser zwei Formen, die auf einem Stamm vereinigt vorkommen, konnte ich mich nicht dem Eindrucke entziehen, dass es sich hier um eine Hybride der beiden genannten Eichen handelt, die in früheren Perioden zur Flora dieser Gegenden Steiermarks gehört haben mochte. Allerdings hätte eine solche Eiche in der Lösszeit oder Periode des Mamuth hier nicht ausdauern können, jedoch unter der Voraussetzung, dass die Galleichen in der Pliocenzeit über das mittlere und südliche Europa allgemein verbreitet waren, würde einer solchen Auffassung kein wesentliches Hindernis im Wege stehen, weil die Eichen, welche während der Kälteperiode in Mitteleuropa teils erloschen, teils verdrängt worden sind, in späteren Zeiten durch die mittlerweile in wärmeren Gegenden mehr oder weniger veränderten Urformen wieder ersetzt werden konnten.

Es sind im allgemeinen die wenigsten Bäume, die ein gleichförmiges, der Q. Mirbeckii entsprechendes Laub tragen; bei weitem die meisten

lassen, auch wenn sie heuer nicht den Störungen des Wachstums durch den Maifrost ausgesetzt waren, an den Blättern des Frühjahrstriebes gewisse Formverschiedenheiten erkennen, die ich für zufällig und belanglos halten möchte, wenn sie nicht, an eine bestimmte Aufeinanderfolge — Succession — gebunden, immer in derselben stereotypen Weise wiederkehren würden.

Zunächst sehen wir an der Spitze des Sprosses die am Grunde schmalsten Blätter, es sind deren 1 oder 2, bisweilen auch mehr; sie sind verkehrt-eiförmig oder verkehrt-eilänglich, mit der größten Breite über der Mitte, überhaupt vorn gegen die Spitze (Fig. 1). Auf diese folgen solche, die an der Basis der Lamina weniger gespitzt sind und sich in ihren Umrissen mehr der länglich-elliptischen Gestalt nähern, bis ein Blatt kommt, welches die Umrisse der Q. Mirbeckii zeigt (Fig. 11). Unmittelbar unter diesem Blatte steht ein solches, dessen Basis zwar noch immer mehr oder weniger herzförmig gebuchtet ist, dessen Lamina aber sich nach vorn etwas spitzt oder verschmälert; das nächstfolgende ist am Grunde rasch zusammengezogen und vorn noch mehr verschmälert, darunter erblicken wir ein noch schmäleres, nahezu lanzettliches, das aber noch immer am Rande gebuchtet ist; nun folgen nach abwärts noch kleinere und schmälere Blätter, zunächst solche, die noch jederseits vorn mit 1 oder 2 Loben versehen sind und dann zu unterst 1 oder 2 kleine lanzettliche ganz ungeteilte Blättchen, die am Grunde keilig zugespitzt sind (Fig. 32).

Diese Formen verlaufen allmählich in einander, und die Alternation wiederholt sich an den kräftigeren Sprossen bisweilen zwei- oder dreimal, je nach dem Alter und dem Blattreichtum derselben, wobei jedoch das eigentliche kleine schmale Niederblatt nur am Grunde des Sprosses vorzukommen pflegt. An den Zweigen alternder Stämme kommt das schmale, ungeteilte Niederblatt nicht mehr zur Ausbildung.

Lange war ich nicht im Stande, mir einen Einblick in die Ursachen dieser seltsamen Alternation, überhaupt dieser eigentümlichen Aufeinanderfolge von Blattformen zu verschaffen, bis ich endlich durch die Betrachtung des zweiten (durch störende Maifröste bedingten) Triebs, den man gewöhnlich auch den Johannistrieb nennt, darauf geführt wurde.

Wenn wir einen beblätterten Frühjahrsspross, der an der Spitze auch noch einen Johannisspross trägt, aufmerksam anschauen, so werden wir finden, dass an dem ersteren, welcher den unteren Teil des ganzen Zweiges bildet, die oben erwähnten Blätter vorkommen und genau in der angegebenen Succession auf einander folgen, der Johannisspross hat aber nur zweierlei Blätter: vorn stehen sehr kurz gestielte, am Grunde verschmälerte, keilig gespitzte Blätter, deren Lamina schmal und an der vorderen Hälfte gebuchtet ist, mit länglichen, spitzen Loben; am Grunde des Sprosses sehen wir aber die schon oben erwähnten kleinen, lanzettlichen, ungeteilten Niederblätter, die nach oben gegen die Mitte des Sprosses allmählich größer

werden und in die gebuchtete Form übergehen. Auch hier sind die Übergänge nirgends rapid, unvermittelt.

Bisweilen bleibt der Johannisspross sehr kurz, kaum bemerkbar, und trägt nur 1 oder 2 Blätter; diese vermischen sich förmlich mit den breiten Formen des normalen älteren Sprosses, und da kann man deutlich sehen, dass diejenigen, welche man als die normalen Blätter der Q. sessiliflora zu betrachten pflegt, die durchschnittliche Gestalt, d. i. gleichsam die aus dem Blatte der Q. Mirbeckii und aus dem schmalen Keilblatt des Johannistriebs resultirende Form haben.

Die oftmalige gleichförmige Wiederkehr der Erscheinung lässt wohl ihren wahren Grund in der oft sich wiederholenden Alternation der Wachstumsweise infolge häufiger Störung der Pflanze und förmlichen Erschütterung ihres ganzen Wesens in der Periode der Belaubung ahnen, aber begreifen kann man sie nicht, wenn man sich nicht erinnert, dass der Johannistrieb auf Kosten derjenigen Assimilationsprodukte entsteht, welche in den vom Froste affizirten kränkelnden Blättern bereitet worden sind. Im Laufe des Monates Mai und Anfangs Juni werden dieselben im verflüssigten Zustande in die funktionirenden Gewebsschichten der Rinde des Sprosses geleitet und daselbst deponirt, wo sie, wie schon bemerkt wurde, eine zwei- oder dreiwöchentliche Ruheperiode durchmachen.

Diese Baustoffe werden demgemäß mit anderen Eigenschaften und Kräften begabt sein, als diejenigen, welche jährlich überwintern und die Frühjahrssprosse liefern, und es darf uns daher nicht wundern, wenn wir Blätter von anderer Form aus ihnen hervorgehen sehen. Auch die Blätter des Johannistriebs erzeugen im Laufe des Sommers ihre Baustoffe, welche sich gleichfalls in dem Phloëm des Sprosses ablagern, und wieder, da sie unter anderen Einflüssen der Wärme und des Lichtes gebildet werden, von anderer Natur sein müssen, als die ersteren.

Nun steht mit Schluss des Sommers ein Doppelspross da, in dessen beiden Teilen die zur Hervorbringung neuer Blätter im nächsten Jahre bestimmten Assimilationsprodukte ruhen. Kommt das Frühjahr, so werden diese beiderlei Stoffe flüssig und strömen allmählich der Spitze des Doppelsprosses zu, wo sie auf ihrem Wege zusammentreffen und sich teilweise vermischen. Sind wir alsdann nicht gewissermaßen berechtigt, zu erwarten, dass aus einer solchen partiellen Fusion auch Mischlingsformen des Blattes hervorgehen werden? Ist es nicht nahezu selbstverständlich, wenn wir im nächsten Frühjahr das am Grunde verschmälerte, aber gebuchtete Blatt an der Spite, das kleine, schmale, ungeteilte Blatt aber wieder als Niederblatt am Grunde des neuen Sprosses finden?

Es ist für jetzt nicht möglich zu ergründen, warum der Frost bei den Eichen im zweiten Triebe die Entstehung des Schlitzblattes, oft in Verbin-

dung mit dem weitgehendsten Schwund der Blattsubstanz, bedingt; denn bei Fagus silvatica kommt unter solchen Umständen ein Laub zum Vorschein, welches in den Umrissen nur wenig (dagegen gar sehr in der Nervatur, Berandung und Behaarung) vom normalen abweicht; vor allem zeigt sich dabei keine Spur eines Schwundes der Blattsubstanz. Bei der Kastanie (Castanea vulgaris) beobachtet man nach stärkerem Frost epinastische Verkrümmung und abnorme Verschmälerung der Lamina, aber geschlitzte oder überhaupt lappig gebuchtete, fiederspaltige Blätter habe ich (als eine Folge der Einwirkung des Frostes) noch nicht gesehen.

Auf jeden Fall müssen wir uns gestehen, dass der Frost nur eine der auslösenden Ursachen ist, ein Impuls, welcher eine neue Gestaltung veranlasst, indem er ermöglichet, dass gewisse specifische Gestaltungskräfte thätig werden, die sonst im gebundenen oder latenten Zustand im Organismus ruhen würden, dass aber die wahre Ursache sich in dem innersten Wesen der Pflanzen, deren Natur je nach Art und Gattung verschieden ist, vor unserem Blicke verbirgt. Und es gilt das nicht bloss von dem Froste, es gilt auch von den Verletzungen durch Insekten, von den Einwirkungen des Klima, von den Einflüssen des Bodens etc., so oft wir ihnen einen Anteil an der Gestaltung der Pflanzen zuschreiben. Nichtsdestoweniger sind diese Faktoren sehr wichtige, nicht zu unterschätzende Stützpunkte unter dem noch lange nicht sicher stehenden Gedankenbau, der sich eine Abstammungslehre oder Phylogenie nennt.

Es ist nicht möglich, sagte ich, diese Dinge jetzt schon zu ergründen. Versuchen wir aber immerhin uns, soweit die Beobachtungen[1] an lebenden Pflanzen und das Studium der fossilen Arten uns dazu ermächtigen, wenigstens die nächsten Hindernisse, die sich dem Verständnis solcher Erscheinungen entgegenstellen, hinweg zu räumen.

Zu diesen Hindernissen zählt in erster Reihe die keineswegs gut begründete Ansicht, dass die Phytopaläontologie durchaus noch nicht zu phylogenetischen Schlüssen berechtige. Ich möchte darauf bemerken: allerdings, vieles, was da unter dem Schein einer wirklichen wissenschaftlichen Errungenschaft geboten wird, erscheint mit Recht dem vorsichtigen und tiefer blickenden Forscher als problematisch. Ist es z. B. möglich, aus einem fossilen Blatte die Natur der Pflanze, welcher es angehörte, zu erschließen? Ja und nein. Hat sich irgendwo nur ein vereinzeltes Blatt vorgefunden und selbst dieses in mangelhaftem Zustande, so wird nur in den seltensten Fällen eine Bestimmung möglich sein, nämlich nur alsdann, wenn das Bruchstück zu einer weitverbreiteten und allgemein bekannten fossilen Art gehört; doch es kommt darauf an, ob allenfalls die jene Art kennzeichnenden Merkmale an dem Fragmente erkennbar sind, soll eine sichere Behauptung aufgestellt oder nur ein Wahrscheinlichkeitsschluss aus dem Funde gezogen werden. Meist dürfte nur das letztere statthaft sein. Die Vermutung wird mehr oder weniger begründet erscheinen, je nach der

Beschaffenheit des geologischen Horizontes und der mitvorkommenden Fossilien.

Was aber am meisten geeignet ist, eine Wertschätzung der Wahrscheinlichkeitsschlüsse zu ermöglichen, ist der Umstand, dass sämtliche paläontologische Bestimmungskunst auf der Kenntnis der gegenwärtigen Faunen und Floren der Erde beruht, und es kommt also wesentlich darauf an, in welchem Umfange und mit welcher Gründlichkeit der Forscher die Schätze der zoologischen und botanischen Museen benützt hat; denn alle wichtigeren und in ihrer Formausbildung stabil gewordenen Pflanzentypen oder Arten (wir denken hiebei zunächst an Lignosen) haben in den Arten des Tertiär ihre Analoga; manche gleichen den fossilen Vorbildern (soweit man es auf Grund der wenigen Reste sagen kann) zum Verwechseln.

Eine gründliche Kenntnis der gegenwärtigen Vegetation der Erde vorausgesetzt, müsste es aber dem geübten und erfahrenen Paläontologen doch möglich sein, auch aus wenigen Resten die Natur und Verwandtschaft der fossilen Pflanze, d. i. ihre Stellung im Systeme zu bestimmen, wenn sich Analoga unter den lebenden Arten finden; denn ich erinnere mich, dass es manche Floristen durch viele Übung im Anschauen und Bestimmen der Pflanzen so weit bringen, dass sie aus einem Bruchstücke eines Blattes die Species richtig erkennen, also eine Form unter Tausenden. Sollte darum nicht auch die Arbeit des Phytopaläontologen, wenn bei ihm vorausgesetzt werden kann, dass ihm eine umfangreiche Formenkenntnis der lebenden und fossilen Pflanzen zu gebote steht, und der auch über die erforderlichen Hilfsmittel verfügt, Vertrauen verdienen?

Von solchen Gedanken geleitet, habe ich mich in das Studium der Werke von Unger, Heer, Gf. v. Saporta und v. Ettingshausen versenkt, unter beständiger Heranziehung der lebenden Arten, die mir teils in lebenden Exemplaren, teils in Exsiccaten zur Verfügung standen.

Es handelte sich für mich zunächst um die formenreiche Gattung Quercus, von der bereits sehr viele Arten in den verschiedenen Stufen des Tertiär vom äußersten Norden bis in die Tropengegenden bekannt sind. Manche liegen allerdings nur in einzelnen defekten Blattstücken vor; das lässt sich besonders von einigen nordischen Eichen sagen, welche Heer in seinen großen Werken über die »Flora fossilis arctica« und »Fl. tertiaria Helvetiae« beschrieben und abgebildet hat. Es hieße von dem Vertrauen, mit welchem der Leser die Einzelheiten der Beschreibungen und Abbildungen aufnehmen soll, zu viel verlangen, wenn man erwarten sollte, dass derselbe in allen den Blättern nnd Fragmenten von Blättern wirklich eben so viele verschiedene Arten von Eichen erblicken müsse. Ich glaube vielmehr, dass es hin und wieder die Absicht des Autors war, mit der Speciesbezeichnung auf einen noch problematischen Gegenstand hinzuweisen, gleichsam den weiteren Forschungen über denselben eine passende Handhabe zu bieten. In vielen Fällen bezeichnet allerdings der Autor selbst

den Gegenstand als einen solchen, wenn man aber in der Dichotypie und Heterophyllie der Eichen gut orientirt ist, so muss man eine gewisse Reserve auch auf jene Funde von Fossilien ausdehnen, wo es sich um ganz vollständig erhaltene Blattabdrücke handelt. Man wird nicht umhin können, sich die Fragen vorzulegen: sind diese Blätter, die beispielsweise auf einer Steinplatte so schön abgedrückt sind und nicht unbeträchtliche Formverschiedenheiten zeigen, wirklich von verschiedenen Bäumen an den Ort zusammengeweht oder hingeschwemmt worden, wo sie ihre Abdrücke hinterlassen haben? Konnten sie nicht an ein und demselben Baume gewachsen sein, da bereits zur Zeit des Tertiär die Eichen möglicherweise auf demselben Stamme verschiedene Blätter erzeugten? Konnte anderseits nicht auch damals der Fall eintreten, dass Blätter von verschiedener Form, aber von demselben Baume stammend, durch Winde weit auseinander gewehet, in großer Entfernung von einander in Gewässer niederfielen, wo sie im Schlamme Abdrücke hinterließen, welche nun zufällig aufgefunden, zweien oder mehreren der Art nach verschiedenen Fossilien anzugehören scheinen? Hinwieder lernt man bei den Eichen der Fälle genug kennen, wo zwei notorisch verschiedene Arten in gewissen Blättern übereinstimmen, so haben z. B. Q. sessiliflora und Q. pedunculata gleiche Niederblätter (Figg. 23, 32). War Ähnliches nicht auch in der Tertiärzeit bei mancherlei Arten von Eichen möglich? Angenommen, solche Blätter gerieten zufällig zusammen und hätten Abdrücke hinterlassen, welche dem Paläontologen auf ein und derselben Platte vorliegen, was würde er dazu sagen?

Trotz der vielen Bedenken und Zweifel, von welchen sich kein vorsichtiger Forscher bei der Beurteilung fossiler Pflanzen frei halten kann, lässt sich aus dem Studium der tertiären Eichen eine bedeutungsvolle Einsicht in den Gang der Formentwicklung dieser Gattung gewinnen. Man sehe nur: bis auf das Jünger-Pliocen begegnet man in Mittel- und Süd-Europa in der kaum übersehbaren Schaar von Arten und Formen keiner einzigen mit tief gebuchtetem oder gar tief-fiederspaltigem Blatt, das auf eine nahe Verwandtschaft mit unserer heutigen Q. sessiliflora oder Q. pubescens hinweisen würde. Q. robur pliocenica Sap.[1]) aus den Cineriten vom Cantal und Q. roburoides Gaud.[1]) von Massa-Maritima sind die ersten deutlichen Spuren der echten Q. sessiliflora, die bisher bekannt wurden[2]).

Wie kommt das? Steht das Schlitzblatt in einer ursächlichen Beziehung zum Klima derjenigen geologischen Periode, in welcher Eichen mit tief ein-

---

1) Le monde des Plantes, p. 343, 347, Fig. 108, 2; 110, 3.

2) Dagegen wuchsen der Q. sessiliflora nächststehende Eichen schon in einer viel früheren Periode im hohen Norden, wie man es z. B. an Q. pseudocastanea Goep. sehen kann, deren Blätter von denen unserer heutigen Wintereiche kaum zu unterscheiden sind. (O. Heer, Fl. foss. alaskana p. 32. Tab. V, 10.)

geschnittenem Blatt zuerst aufgetreten sind? Ich glaube: ja, und will versuchen zu zeigen, welche Gründe dafür sprechen.

Es dürfte wohl kaum jemand im Ernst behaupten, jene älteste Q. sessiliflora des südlichen Europa hätte sich gegen ähnliche klimatische Einflüsse, wie die Eichen gegenwärtig ihnen unterworfen sind, anders verhalten, als unsere gegenwärtige Wintereiche. Jene würde, im Frühjahr dem Froste und zeitweise dem Insektenfraße ausgesetzt, eben so gut wie diese einen zweiten Trieb erzeugt haben, mit ähnlichen Missbildungen des Blattes, und bei hochgradiger Affektion durch öfters sich wiederholende Frühjahrsfröste ebenso zerschlitztem Laub in bald mehr bald weniger symmetrischen Formen, wie bereits oben gezeigt wurde. Die tiefere Buchtung kann auch hier als ein geringerer Grad von Schwund der Blattsubstanz betrachtet werden und wird den gleichen Ursachen entsprechen. Aber zu jener Zeit, als die genannte Eiche in der Auvergne und in Oberitalien zwischen 44. und 46.° n. Br. wuchs, hat es dort wohl keine Frühjahrsfröste gegeben; das Klima war, nach der Beschaffenheit der dortigen Pflanzenarten zu urteilen, ein gleichmäßigeres als jetzt, nicht kälter als gegenwärtig, aber feuchter und mit geringeren Temperaturschwankungen, weil sonst Arten wie: Carya maxima, Pterocarya fraxinifolia, Quercus Lusitanica, Q. Farnetto, Ficus Carica, Laurus nobilis u. a. unmöglich hätten dort fortkommen können. Es war ja die Zeit des Machairodus, Dinotherium giganteum, Mastodon angustidens, meridionalis, antiquus u. a., überhaupt die Periode der üppigsten Entwicklung der großen Säugetiere.

Der Ausgang der großen Tertiärperiode ist bekanntlich durch eine verhältnismäßig rasche Abnahme der Temperatur bei zunehmender Menge atmosphärischer Niederschläge (wenigstens zu gewissen Zeiten des Jahres) gekennzeichnet und fällt mit dem Beginn der mächtigsten Hebungen der Erdrinde, von denen uns die Geologie Kunde zu geben weiß, zusammen. Da die Hebungen, mögen wir sie uns durch horizontalen Schub und Faltung der Gesteinsschichten oder wie immer zu stande gekommen vorstellen, in physikalischem Sinne als eine Arbeitsleistung, von Wärmeverbrauch unzertrennlich, aufgefasst werden müssen, so entspricht all' dieser gewaltigen Verschiebung der Gesteinsmassen, die sich in so vielen Gegenden, überhaupt in einem großen Teil der Erdrinde vollzogen hat, eine äquivalente (also unermessliche) Quantität von verbrauchter Wärme, die früher im Zustande der Energie oder Spannung sich befand.

Kennen wir auch die Ursache der Auslösung dieses Spannungszustandes nicht, so ist das Thatsächliche derselben doch ein unleugbares Faktum, und die Folge davon musste sich gleichzeitig in einem Sinken der Temperatur an der Oberfläche der Erde kundgeben. Ob dann weiter diese Abnahme der Wärme das Zunehmen der atmosphärischen Feuchtigkeit bedingte, lässt sich weder behaupten noch widerlegen. Es kann vielleicht

dieselbe ein mitbedingender Faktor gewesen sein, und es liegt die Möglichkeit nahe, jene Erscheinung aus der damaligen Verteilung von Land und Wasser wenigstens teilweise zu erklären. Doch sei dem wie immer, die großen und, wie es scheint, öfters in gewaltigen Niederschlägen sich entladenden Feuchtigkeitsmassen der Luft mussten ein gleichmäßiges Klima erzeugen, wie etwa in dem südlichsten Teile von Chili oder in den nördlichen Gegenden des ostindischen Monsungebietes in den mittleren Regionen des Gebirges, ein Klima mit einem Wort, das nichts mit Frühjahrsfrösten gemein haben konnte.

Daraus ergiebt sich, dass weder das mittlere und südliche Frankreich, noch das nördliche Italien die eigentliche oder ursprüngliche Heimat der Q. robur pliocenica Sap. und der Q. roburoides Gaud. sein kann, wiewohl dort zuerst ihr Auftreten konstatirt worden ist.

Wie war aber zu der Zeit das nordische Klima beschaffen? Wenn gegen Ende des Pliocen das südliche Europa ungefähr die gleiche Temperatur besaß wie gegenwärtig, so lässt sich leicht denken, wie wenig Aussicht die oben genannten Eichen gehabt hätten, etwa nördlich von dem 60. oder 70. Parallelgrade zu gedeihen. Aber zur Entstehung eines zweiten Triebes mit tiefer eingeschnittenen Blättern bei Q. Lusitanica, Mirbeckii oder humilis, dessen nächste Ursachen wir oben erörtert haben, ist nicht einmal eine wahrhaft nordische, sehr niedere Jahrestemperatur erforderlich: das Auftreten des Schlitzblattes am Sommertrieb dieser Eichen, sowie auch dessen Verschmelzung mit der Grundform des Blattes der Galleichen, woraus das normale Blatt der Q. sessiliflora und pubescens hervorging, konnte sehr wohl bei Jahrestemperaturen, wie sie gegenwärtig die circumalpinen Länder haben, stattfinden. Alsdann aber müsste es in solchen Gegenden geschehen sein, wo eine Art Steppenklima herrschte, mit beträchtlichen Schwankungen der Temperatur, sehr hochstehenden Maximis im Sommer und sehr tiefliegenden Minimis im Winter unter häufigen Rückschlägen der Temperatur im Frühjahr, welche öfter wiederkehrende April- und Maifröste verursachten.

Solche klimatische Verhältnisse waren zur Zeit des Pliocen im nordöstlichen Europa, welches bereits während der Ablagerung der Schweizer-Molasse vom Meere entblößt war, wohl möglich. Für diesen Teil Europas haben wir wenigstens keinen Beweis eines gleichmäßigen feuchten Klimas während jener Periode, und noch weniger für die weiter östlich liegenden Gebiete des Kontinents. Thatsache ist, dass seit dem Eocen das große Meer zwischen der Ostsee und dem jetzigen Schwarzen Meere in stetigem Rückgange begriffen war, was doch nur infolge einer Hebung des Bodens denkbar ist. So waren wenigstens die ersten und wesentlichsten Bedingungen für den Einzug eines Steppenklimas während des Pliocen in den ausgedehnten Gebieten nördlich vom Schwarzen Meere gegeben.

Wie wahrscheinlich es ist, dass die Umwandlung der Galliferae in

die verschiedenen Formen der Q. sessiliflora dort vor sich gegangen ist, dafür spricht auch der ungewöhnlich große Gestaltenreichtum der letzteren in den pontischen Ländern, besonders in der Krim, wo man zugleich auch die nächst verwandte Q. pubescens in einen unabsehbaren Schwarm von Abarten aufgelöst findet.

Quercus pubescens.

Nähert man sich, ausgerüstet mit einer gründlichen Kenntnis der westeuropäischen Flora, dem Osten des alten Kontinents zwischen dem 40. und 45. Parallelgrade, so macht man die seltsame Wahrnehmung, dass die meisten Arten, die uns aus der Schweiz, aus Süddeutschland und den circumalpinen Ländern: Ober- und Niederösterreich, Steiermark, Kärnten, Krain bekannt sind, wenn sie eine weitere Verbreitung nach Osten haben oder im Orient durch nächst verwandte analoge Arten vertreten sind, dort in einem grauen Filzkleide unserem Blicke begegnen.

Es gilt das z. B. in hohem Grade von unserem Rubus caesius L. und allen jenen orientalischen Rubus-Arten, welche sich zunächst an R. ulmifolius Schott anschließen und von den dort gereisten Botanikern mit dem Kollektivnamen R. sanctus Schreb. bezeichnet wurden, wie ich mich bei der Durchsicht der in den botanischen Sammlungen des k. Hofmuseums und der Universität in Wien enthaltenen Rubi in den Jahren 1863—1865 überzeugt habe, wo ich vor allem Gelegenheit hatte, die von Dr. Kotschy gesammelten Arten kennen zu lernen.

Zwischen dem 40. und 35. Parallelgrade wird diese Erscheinung noch auffallender, denn das Toment der Pflanzen nimmt mit der Annäherung gegen die oberen Regionen des Gebirges zu, wiewohl die mittlere Temperatur der Standorte nach oben abnimmt. An den Südabhängen des Elborus (nördlich von Teheran) und des cilicischen Taurus sind die meisten Arten, wenn sie überhaupt eine Behaarung annehmen, gerade in den oberen Lagen zwischen 1500 und 2500 m durch ein dichtes Toment am meisten ausgezeichnet. Alle Eichen, die hier beobachtet wurden, sind an den Blättern (besonders unterseits) und Zweigen tomentös, sogar die der Q. pedunculata nahe stehende Q. Haas Ky. Von unserer Q. sessiliflora lässt sich dies schon in Dalmatien und Griechenland sagen, denn es passt der filzigen Behaarung wegen auf sie vollkommen die Bezeichnung Q. pubescens, wiewohl sie in Wuchs, Blattform und Fruchtstand von der auf magerem felsigem Boden wachsenden nordischen Wintereiche nicht verschieden ist.

Nun bin ich nicht mehr im Zweifel darüber, dass eine intensive Licht- und Wärmeeinwirkung, welche auf tiefe Temperaturen plötzlich folgt, als nächste und hauptsächlichste Veranlassung dieser vermehrten Haarbildung anzusehen ist. Würde ich noch zögern, es auszusprechen, die an Populus

tremula L. diesen Sommer (1886) gemachte Beobachtung würde mich vollkommen jedes Zweifels entheben.

Auf einen verhältnismäßig kühlen Maianfang folgte heuer den 8. Mai ein sehr empfindlicher Frost in Steiermark, welcher den Obst- und Weingärten argen Schaden zugefügt hat. Nachdem der Frost vorüber war, stieg die Temperatur bis zum 11. Mai langsam, dann aber rasch, so dass sie in Graz zwischen dem 10. und 31. Mai etwa 10 mal ein Maximum von 33 bis 34 ° C. im Schatten erreichte, bei vollkommen heiterem Himmel. Anfangs Juni ließ die Hitze nach; es gab im Laufe dieses Monats noch einzelne heiße Tage, aber eine neue 9 tägige Hitzperiode wiederholte sich erst vom 19. bis 28. Juli.

In den ersten Tagen des Juni, unmittelbar nach der dreiwöchentlichen Hitze des vorausgegangenen Monats habe ich bei Graz diejenigen Stocktriebe der Zitterpappel, welche sich eben entwickelt hatten, in Augenschein genommen und mit denjenigen verglichen, welche schon gegen den 12. Mai in ihren Anfängen zu sehen gewesen waren. Die ersteren erschienen ganz haarig, die letzteren waren nur an den oberen Teilen behaart, in jenen Teilen nämlich, welche unter dem Einflusse der Maihitze zugewachsen sind. Im Sausalgebirge, etliche Meilen südlich von Graz, wiederholte ich die Beobachtung noch in demselben Sommer. Da fand ich an Waldrändern und sonnigen Abhängen, überall an frei gelegenen Stellen, soweit der Maifrost sich geltend gemacht hatte, Stocktriebe und Wurzelschösslinge dieses Baumes in Menge, die in ihrem untersten Teil samt den Blättern haarig, weiter oben kahl und gegen die Spitze wieder behaart waren.

Es unterliegt nach dem Obigen keinem Zweifel, dass diese Alternation dem Witterungsgange des Frühjahrs und Sommers entspricht. Die hochgradige Wärme, kombinirt mit dem noch immer sehr intensiven Lichte in der zweiten Hälfte des Juli hatte also gleichfalls eine Haarbildung induzirt, diese fiel aber schwächer aus als die der ersten Periode. Wo der Frost ausgeblieben war, sowie auch im tiefen Schatten des Waldes wurde die Erscheinung nicht beobachtet: ich fand dort die Schösslinge der P. tremula sämtlich kahl.

Fragen wir nun: was hat der Witterungsgang des verflossenen Frühjahrs und Sommers mit dem Steppenklima des südlichen Ungarn, was mit dem Klima der Pontusländer, der Gebirgsgegenden Kleinasiens und jener südlich vom kaspischen Meere gemein, so können wir uns nicht verhehlen, dass Berührungspunkte genug da sind und dass die Vegetation in beiden Fällen ähnlichen Einflüssen ausgesetzt ist, demnach hier wie dort ähnliche Reizwirkungen auftreten müssen, nur dass es sich in dem einen Falle um Erscheinungen von mehr vorübergehender Natur, in dem anderen aber um solche von nachhaltigem Bestande (weil durch tägliche und jährliche Wiederkehr gleichsam stabilisirt) handelt.

Denn die starke Insolation unter dem klaren, fast dunstfreien östlichen

Himmel weckt die Vegetation selbst auf beträchtlichen Höhen verhältnismäßig früh, zu einer Zeit, wo die Nächte noch lang sind und sich der Boden täglich vermöge der erleichterten Wärmestrahlung fast bis zum Eispunkte abkühlt. Dieser oft sich wiederholende plötzliche Wechsel der Temperatur, bei zeitweise verstärkter Licht- und Wärmeeinwirkung versetzt die Pflanze während ihrer Wachstumsperiode in jenen Zustand der Reizbarkeit, der gewisse innere uns nicht näher bekannte Kräfte in Thätigkeit setzt, so dass dieselbe durch Entwicklung eines tomentösen Überzugs reagirt.

Man wird darum allgemein finden, dass die filzhaarigen Arten frei gelegene Standorte bewohnen, und dass unter den Wald- und Humuspflanzen wohl hin und wieder einfach behaarte, aber keineswegs dicht- und filzigbehaarte vorkommen. Ein und dieselbe Art, z. B. Mentha silvestris L., kann uns ein passendes Beispiel hierfür liefern, denn an schattigen bewaldeten Orten bietet sie sich dem Beobachter in einem einfachen, höchstens schwachgrauen Haarkleid dar, dagegen kommt an freien sonnigen Plätzen eine weißfilzige Varietät vor.

In dem hier vorgebrachten Falle in Betreff der Zitterpappel scheint mir vor allem der Umstand wesentlich und wohl zu beachten, dass die heißen Tage mit starker Insolation fast unmittelbar auf die Frostperiode Anfangs Mai folgten. Ich habe den Haarüberzug an Zweigen und Blättern an vielen Stellen untersucht: dort wo die Behaarung am stärksten ist, nimmt sie die Natur eines ziemlich dichten seidig schimmernden Filzes an, aber sie ist nicht überall gleichmäßig, sondern da und dort in fleckenförmigen Partien ausgebildet, die gar sehr an das Phyllerium rubi erinnern, welch' letzteres auch heuer an einigen Rubus-Arten stark aufgetreten ist.

In der Nähe von Leibnitz habe ich allerdings, und zwar an einer sonnigen Stelle, das Phyllerium auf Q. sessiliflora gefunden; es sieht nicht anders aus als jenes auf Vitis vinifera und Tilia, ob es aber zu der filzigen Behaarung der mit dieser Eiche so nahe verwandten Q. pubescens steht, konnte ich nicht eruiren. Hier wächst letztere nicht, obschon, wenn es auf die klimatischen Verhältnisse allein ankäme, die sonnig gelegenen kalkreichen Korallenbänke (Leithakalk) des Sausaler Weingebirges ihr eine passende Stätte gewähren müssten, indem diese Lokalitäten mindestens 10·2° C. mittlere Jahrestemperatur haben, also mehr als diejenigen, wo Q. pubescens unweit Graz vorkommt. Gleichwohl macht die auf diesen Korallenbänken wachsende Q. sessiliflora keine Miene, sich in Q. pubescens zu verwandeln, denn sie sieht nicht im mindesten anders aus als auf kalkfreiem Kieselboden allenthalben in Steiermark.

Die Korallenbänke bei Leibnitz bezeichnen die Uferlinie des miocenen Meeres zur Zeit der Ablagerung der schweizerischen Molasse und bestehen keineswegs aus zusammenhängenden, kompakten Felsmassen, sondern aus

losen Trümmern von großen und kleinen Korallenstöcken, mit zahlreichen Steinkernen von Schnecken und Bivalven dazwischen, sämtlich in einen ockerfarbigen sandigen Thon eingebettet. Ohne Zweifel findet die Eiche, deren Wurzeln tief zwischen diese Kalksteintrümmer eindringen, an kohlensaurem Kalk nicht nur Genüge, sondern selbst Überfluss, worin ich einen weiteren Beweis für die Richtigkeit der in Bd. VII. S. 99. ausgesprochenen Ansicht, dass bei der Umwandlung der Q. sessiliflora in Q. pubescens der Kalk nur vermöge seiner thermischen Eigenschaften (nicht aber als Nahrungsstoff) in Betracht kommt, erblicke.

Indem ich das, was mir bisher über die äußeren Ursachen der Tomentbildung bei Q. sessiliflora bekannt ist, zusammenfasse, kann ich nicht umhin, auf Populus tremula hinzuweisen, in der Hoffnung, dass ein direkter Vergleich das Verständnis des Zusammenwirkens mehrerer Momente erleichtern werde. In der That, es handelt sich hier nicht um eine Erscheinung, deren Ursachen klar und durchsichtig sind, sondern um ein schwer entwirrbares Durcheinander von mehreren Variabeln.

Zunächst: bei P. tremula und bei Q. sessiliflora ist der Hauptfaktor der durch eine kräftige Insolation ausgeübte Reiz auf die empfindsamen, am meisten wachstumsfähigen Teile der Pflanze (Stocktriebe und Wurzelschösslinge). Die Wirkung der Sonne wird aber bei der Eiche unterstützt durch die thermischen Eigenschaften des Kalkbodens, während die Zitterpappel gegen diesen Faktor unempfindlich zu sein scheint. Ferner: die Wirkung der Insolation als Reiz wird beträchtlich erhöhet durch den jähen Wechsel von warm und kalt, dunkel und licht: demnach wird die Wintereiche grauhaarig in einem Steppenklima (im südlichen Russland), auch wenn die mittlere Jahrestemperatur nur 8 bis 9° C. beträgt, ohne dass der Kalkboden intervenirt, was im westlichen Europa unmöglich ist.[1]

Gegen Fröste ist Q. pubescens noch empfindlicher als Q. sessiliflora. Dies entspricht auch vollkommen ihrem höheren Wärmebedürfnisse und steht im Einklang mit der viel größeren Formenmannigfaltigkeit dieser Species. Nichtsdestoweniger sind die Grunderscheinungen der Formenspaltung und Wiedervereinigung hier dieselben, wie sie bereits oben geschildert worden sind, aber sie treten mit noch größerer Bestimmtheit und Gleichmäßigkeit auf als bei Q. sessiliflora. Kein Wunder also, wenn man versucht wird, sich die Frage vorzulegen, ob denn dieses sonderbare Schauspiel mit dem Entstehen neuer Arten in einem ursächlichen und nachweis-

1) In diese Gruppe von Erscheinungen gehört auch die Alternation der Behaarung bei den tomentösen Formen der Brombeersträucher aus der Abteilung der Caesii, indem der Zuwachs der Schösslinge im Herbst nur schütteres Haar erzeugt, so dass Axe und Blätter grün erscheinen, während der Zuwachs des Sommers ein dichtes sammtartiges oder filziges Haarkleid trägt. Nach Beobachtungen bei Graz.

baren Zusammenhange steht. Man möchte es verneinen, wenn man mit Thatsachen zu rechnen hat wie folgende.

Im Bd. VII. S. 86 habe ich auf einen Baum der Q. pubescens bei Graz aufmerksam gemacht, der 1884, nachdem er einen Frühjahrsfrost und mannigfache Beschädigungen durch Insekten (Maikäfer) erlitten, dreierlei Laub hervorgebracht hatte, sowie auch viele andere Bäume derselben Art, welche gleichen störenden Einflüssen ausgesetzt waren. Das folgende Jahr 1885 blieben dieselben sowohl von Frösten als auch vom Insektenfraß im Frühjahr verschont, und siehe da: auch der Nachtrieb blieb aus, alle haben nur einerlei Laub, nämlich das normale, getragen; nichts mehr war an denjenigen, die nicht zu sehr durch solche Schäden in den vorausgegangenen Jahren geschwächt worden waren, von jener seltsamen Blattverschiedenheit zu bemerken.

Man möchte, wie gesagt, der Sache jede weitere Bedeutung absprechen, wenn nicht zwei wichtige Gründe uns förmlich auffordern würden, der Erscheinung weiter nachzuspüren: 1. die unleugbare Wiederkehr von Blattformen, welche teils auf fossile, teils auf noch lebende Arten (die aber jetzt in weit entlegenen Gegenden unter einem wärmeren Klima heimisch sind) hinweisen, jedenfalls also auf reelle Existenzen, 2. die Analogie mit den Wachstumserscheinungen anderer teils verwandten, teils nicht verwandten Gattungen angehöriger Arten von Lignosen.

Zu dem ersten Punkt will ich zunächst bemerken, dass jene in oben citirter Darlegung mit dem Worte: Dickblatt bezeichnete Form auf Q. Mirbeckii zurückzuführen ist, ähnlich wie bei Q. sessiliflora, und dass sich heuer (1886) nach dem Froste vom 8. Mai neuerdings die Erscheinung der Formauflösung oder Spaltung an vielen Bäumen der Q. sessiliflora (sensu ampl.) eingestellt hat, wobei symmetrische große, länglich-ovale, am Grunde herzförmig ausgebuchtete und langgestielte Dickblätter in großer Menge aufgetreten sind, und zwar wieder so, dass die an den Johannistrieben sich entwickelnden Schmalblätter das andere Extrem geben. Das normale Blatt (Fig. 1) erscheint dann als die Resultirende dieser beiden extremen Gestalten.

Außer den beiden angeführten Blattformen kommen bei Q. pubescens an demselben Zweige auch kleine, gleichfalls schmale, aber ungeteilte, ganzrandige Niederblätter zum Vorschein; sie sind verkehrt-länglich lanzettlich bis lineal-lanzettlich, kurzgestielt, am Grunde verschmälert und spitz zulaufend. Man zählt an einem Spross deren 1 bis 3, doch kommen sie sonst vorzugsweise nur an jüngeren Individuen und an Stocktrieben vor, bei Formauflösungen infolge des abnormen Triebs fehlen sie aber fast nie. Von denen der Q. sessiliflora (Fig. 32) sind sie ganz und gar nicht verschieden.

Wiewohl mir erst dreijährige Beobachtungsresultate vorliegen, so halte ich es doch für sehr wahrscheinlich, dass bei stetiger Wiederkehr solcher

störender Ursachen, diese Erscheinungen sich jahraus-jahrein in gleicher Weise wiederholen würden. So müsste also auch nach und nach die Fähigkeit, normale Blätter zu erzeugen, nach langer Zeit der Eiche abhanden kommen. Der Sommertrieb würde allmählich prävaliren und auch das Dickblatt schließlich zurückdrängen, das am Ende nur als unscheinbares Niederblatt noch fortexistiren könnte, nach gänzlichem Verschwinden der älteren schmalen Niederblätter.

Die Blattform des Sommertriebs ist aber neu, wiewohl sie sich augenscheinlich aus dem schmalen Niederblatt entwickelt (was man an dem keilig zugespitzten unteren Teil leicht erkennt); denn sie ist nicht nur schmal, sondern auch durch tiefere Buchtung charakterisirt; sehr oft erscheint dieses Blatt sogar tief-fiederspaltig, was bei den verwandten Eichen früherer Perioden niemals der Fall gewesen ist.

In dieser Perspektive liegt die Möglichkeit des Entstehens einer neuen Eichenart oder vielmehr einer neuen Gruppe von Formen, denen sämtlich das Schlitzblatt gemeinsam wäre. Gegenwärtig sind in den Alpenländern von 5 Jahren durchschnittlich 2 als Frostjahre zu bezeichnen, mit stärkeren oder schwächeren Frostschäden im Frühjahr. Die Zahl der Frostjahre müsste sich aber vermehren und der Zustand durch Jahrtausende andauern, damit jene Eventualität sich verwirkliche, d. h. dass der Sommertrieb erblich werde und auch dann wiederkehre, wenn die Frühjahrsfröste und sonstige Störungen des Wachstums durch viele Jahre hindurch ausbleiben. Hat es solche klimatische Verhältnisse schon gegeben, in Europa, oder wo anders? Wird es vielleicht künftig einmal solche geben?

Viel kommt es darauf an, ob sich auch bei anderen Gattungen Analogien finden, ich meine, ob es welche andere Pflanzen (Bäume und Sträucher) zu einem erblichen Sommertrieb mit abweichender Blattform gebracht haben, und das ist der zweite Punkt, auf den ich kommen möchte.

Kräftig vegetirende, namentlich jüngere Bäume der Q. pedunculata kann man bei uns jährlich von Ende Juli bis Mitte August oder noch später zum zweiten mal sowohl lange Schösslinge als auch kurze Sprosse hervorbringen sehen, ob der Trieb durch störende Fröste im Frühjahr unterbrochen war oder nicht, nur erscheint im ersten Falle das Sommerlaub schmäler und viel tiefer gebuchtet als das normale, während es, wenn im Frühjahr keine Störung stattgefunden hat, mehr dem gewöhnlichen gleicht, ohne jedoch demselben in allem und jedem zu entsprechen.

Schon längst hat aber die Silberpappel (Populus alba) meine Aufmerksamkeit dadurch in Anspruch genommen, dass sie Anfangs Juni aus den Terminalsprossen des Maitriebs neue Sprosse mit Blättern von anderer Form erzeugt. Es ist dies eine Art Heterophyllie oder Dichotypie zu nennen, wenn man beachtet, dass der Sommerspross einem abweichenden Formtypus angehört, der demjenigen des Frühjahrstriebes förmlich auf-

gepfropft ist. Ohne eine Endknospe anzusetzen, beginnt der 5—8blättrige erste Spross, nach einer etwa drei- oder vierwöchentlichen Pause, Anfangs Juni an der Spitze weiter zu treiben. Er entwickelt im Laufe dieses und des nächsten Monats einen 20 bis 30 cm langen Schössling mit drei- bis fünfmal so viel Blättern, die größer und auch sonst anders geartet sind als die im Frühjahr an den Kurztrieben hervorsprossenden; sie sind im Umriss eiherzförmig, am Rand tiefer eingeschnitten als jene, handförmig gelappt, mit gespitzten Loben, unterseits dicht schneeweiß-filzig. Diese Blätter verkahlen später nicht, während die des ersten Triebs um die Zeit, wenn der Sommertrieb beginnt, nach und nach verkahlen.

Gleichzeitig treibt die Silberpappel auch reichliche Stocksprosse und Wurzelloden, deren Blätter ebenfalls so beschaffen sind. Im ganzen beträgt der im Laufe des Sommers durch den zweiten Trieb erzeugte Zuwachs an Fläche und Masse (wenigstens bei jüngeren Bäumen) mehr als der dem ersten entsprechende, und die nur bis Mitte Mai an Umfang und Dicke zunehmenden Erstlingsblätter bleiben somit in jeder Beziehung gegen die der Sommersprosse zurück, zu denen sie sich beinahe wie Niederblätter verhalten.

Diese Wachstumsweise der P. alba scheint gar nicht von den vorausgegangenen Frühjahrsfrösten abhängig zu sein; denn ich beobachtete sie auch in denjenigen Jahren, welche von Frösten zur Zeit der Vegetationsperiode frei geblieben waren. Überhaupt verhält sich dieselbe bei uns so, wie wenn sie gegen letztere ganz und gar unempfindlich wäre. Niemand wird bezweifeln, dass die Fähigkeit, einen Sommertrieb zu erzeugen, bei der Silberpappel erblich geworden ist. Hat dieselbe aber diese Fähigkeit sich in Mittel-Europa angeeignet? Ich halte es für wenig wahrscheinlich, indem die Gesamtheit der von ihr gegenwärtig bewohnten Gebiete viel eher auf einen asiatischen als auf einen europäischen Ursprung hinweist. Was aber die Veranlassung anbelangt, welche den erblich gewordenen zweiten Trieb herbeigeführt hat, so läuft dieselbe sicher auf eine Unterbrechung oder partielle Unterdrückung des Frühjahrstriebes hinaus, sei es dass Fröste, sei es dass Verletzungen durch Insekten oder auch beiderlei Momente daran beteiligt waren. Haben die ersteren daran einen Anteil gehabt, so mussten es so intensive und so häufig wiederkehrende Fröste gewesen sein, dass die gegenwärtige mitteleuropäische Vegetation sie gewiss nicht ohne wesentliche Veränderungen ihres Bestandes und ihrer Formeigentümlichkeit ertragen könnte.

Es wird also Sache einer künftigen Untersuchung sein, diesen Baum in seiner geographischen Ausbreitung im Laufe der Zeiten soweit zurückzuverfolgen, bis man in seiner Urheimat angelangt wäre und des weiteren zu eruiren, ob dort um die Zeit seiner Anfänge klimatische Verhältnisse geherrscht haben, welche dem Charakter der Steppe eigen sind, mit Temperaturextremen, die jene Mittel-Europas überschreiten. Vielleicht wird

uns den richtigen Weg die gegenwärtige Verbreitung der mittelasiatischen P. alba L. weisen, deren eine Form von der gewöhnlichen nur darin verschieden zu sein scheint, dass der Sommertrieb den Frühjahrstrieb fast völlig verdrängt hat, da nun mehr dasjenige Blatt an dem Baume vorherrscht, welches der Formanalogie zufolge dem Sommerblatt der letzteren entspricht, während die eigentlichen Erstlingsblätter wahre Niederblätter geworden sind. Ich habe leider von dieser Pappel keine asiatischen Exemplare zu sehen bekommen, wenn aber meine Vermutung, die sich auf die Beschreibung dieser Species in de Candolle's Prodromus (Bd. XVI., S. 324) gründet, der Wahrheit nahe kommt, so würde daraus mit großer Wahrscheinlichkeit folgen, dass beide (überhaupt einander nahestehenden Formen) von einer gemeinschaftlichen Urform abstammen, welche in der Pliocenzeit, von ein- und demselben Gebiete Innerasiens sich nach Westen und Osten ausbreitend, zu den beiden Tochter-Varietäten umgebildet wurde, wobei natürlich anzunehmen wäre, dass ein Teil der Individuen früher die Urheimat verließ, als der überhandnehmende Sommertrieb den ersten Trieb verdrängte. Zur Erklärung so durchgreifender Veränderungen in der Wachstumsökonomie wäre in jener supponirten Urheimat der Silberpappel ein Klima erforderlich, wie es etwa zur Zeit der Bildung des Löss in der Periode des Mamuth über Mittel-Europa herrschte.

Quercus pedunculata.

Fassen wir das über Q. sessiliflora (sensu de Candolle) Gesagte in kürze zusammen, so lässt es sich dahin formuliren, dass die hierher gehörigen Eichen in früheren Zeiten ein oder die andere Form des großen Stammes der Galliferae gebildet haben, bevor sie das geworden sind, was wir sie jetzt nennen: roburoide Eichen. Es waren darunter vertreten: Q. Mirbeckii Du Rieu, Q. Lusitanica f. faginea DC. mit kleineren, am Grunde nicht so deutlich herzförmig ausgebuchteten Blättern, Q. humilis Lam. und wohl auch manche Form der systematisch nicht ganz klar gestellten Q. infectoria Oliv.

Alle diese Formen verraten sich, mehr oder weniger verändert, in der Reihenfolge oder Succession der Blätter, welche dem Frühjahrstriebe angehören; ich kann mir wenigstens nicht denken, dass diese auffallende Ähnlichkeit ein Spiel des Zufalls sei. Mit Q. pedunculata aber verhält es sich anders. Untersuchen wir die Succession der Blätter in den Maisprossen, so begegnen wir dabei nur zweierlei Formen und ihren Verbindungen, nämlich zu unterst dem kleinen schmalen unten und oben gespitzten ungeteilten Niederblatt (Fig. 23), genau von derselben Gestalt wie bei Q. sessiliflora und pubescens, gegen die Spitze des Sprosses zu aber erblicken wir größere buchtig-gelappte Blätter mit tief ausgerandeter Basis (indem zu beiden Seiten des sehr kurzen Stiels, eine geschlossene Bucht bildend, je ein gerundetes Öhrchen steht), also die normalen Blätter

des Baumes, während die über dem Grund des Sprosses befindlichen allmählich in eine an der Spitze gerundete, ungeteilte oder nur mit 1 bis 2 sehr kurzen breiten gerundeten Lappen versehene Keilform übergehen, die nach und nach durch unmerkliche Übergänge (gegen die Spitze des Sprosses) der Normalform Platz macht.

Die Keilform stimmt in Gestalt und Nervatur mit der von Q. tephrodes Ung. überein, einer Tertiäreiche, welche im Miocen Europas weit verbreitet ist, wie man (soweit Umrisse des Blattes entscheidend sind) aus Fig. 21 ersehen möge.[1]) In der nordamerikanischen Q. aquatica Walt. hat sich diese Form fast unverändert bis auf den heutigen Tag erhalten, was von Prof. v. Ettingshausen[2]) in Wort und Bild gezeigt wurde. In Fig. 16—20 versuche ich die häufigsten Nuancen dieser Blattform anschaulich zu machen. Man vergleiche damit Fig. 24—26.

Unsere Q. pedunculata war demnach Q. tephrodes, bevor sie das geworden, was sie jetzt ist.[3]) Sie hatte damals eine viel größere Verbreitung, da sich auch im Tertiär der Insel Java Spuren dieser oder doch einer ihr sehr nahe stehenden Eiche vorgefunden haben. Indes liegt keine Notwendigkeit vor, anzunehmen, dass Q. tephrodes zu einer und derselben Zeit dieses ganze ungeheure Gebiet bewohnt habe. Ich halte es sogar für wenig wahrscheinlich, weil zur Zeit, als die schweizerische Molasse abgelagert wurde und die Schichten von Radaboj entstanden, zwischen den Breitegraden dieser Gegenden und jenen von Java doch ein viel zu großer klimatischer Unterschied bestehen musste; doch konnte nach und nach die Eiche, im Laufe des allmählichen Wechsels des Klima auf der Oberfläche der Erde, die ihr zusagenden Gebiete sich erobern, indem sie (wie Q. pedunculata heutigentags) auch mitunter großen klimatischen Differenzen sich anzupassen vermochte.

Erst während des Pliocen ging, durch Einflüsse, die wir schon kennen

---

1) Es war das Blatt dieser Eiche von lederiger Struktur, wie bei den meisten Quercus-Arten des Miocen. Man hat sie bisher in der Braunkohlenformation von Kroatien (Radoboj), Obersteiermark (Parschlug), der Schweiz (Öningen) und in der Wetterau gefunden, doch nirgends häufig.

2) Beitrag zur Kenntnis der Tertiärflora der Insel Java. Sitzungsber. der k. Akad. der Wiss. in Wien. I. Abt. Märzheft Jahrg. 1883.

3) Im botanischen Garten zu Graz wird eine amerikanische Eiche kultivirt, welche als Übergangsform zwischen Q. aquatica und Q. pedunculata betrachtet werden kann, indem sie an den Eigenschaften beider zu gleichen Teilen participirt; von ersterer unterscheidet sie sich durch am Grunde gespitzte Blätter und durch das Vorherrschen der Tephrodes-Form des Blattes am Frühjahrstrieb, von letzterer durch die fiederspaltige Blattform des Sommertriebs. Q. aquatica hat in den südlicheren (wärmeren) Teilen ihres Verbreitungsgebiets perennirendes, in den nördlicheren (kälteren) im Winter abfallendes (einjähriges) Laub. — Die bei Q. pedunculata so häufig (in einzelnen Blättern) wiederkehrende Pachyphyllosis würde sich ohne Zurückführung auf Q. tephrodes schwerlich ungezwungen erklären lassen.

gelernt haben, aus dem Keilblatt der Tephrodes-Form das fiederlappige und fiederspaltige Blatt der nun zur Q. pedunculata gewordenen Eiche hervor. In Mitteleuropa indes geschah dieser Umwandlungsprozess nicht, denn das damalige Klima wäre nicht imstande gewesen, die Bildung des tief gebuchteten Blattes zu vermitteln, wenn wir daran festhalten, dass bei dieser Metamorphose Excesse der Temperatur im Spiele sein müssen. Auch kennt man in der That selbst aus dem jüngsten Pliocen noch kein Blatt der Q. pedunculata.

Schon längere Zeit beschäftigt mich die Frage, was es mit der herzförmig ausgebuchteten, Öhrchen tragenden Basis des Pedunculata-Blattes für eine Bewandtnis hat. Die Urform, das Tephrodes-Blatt, hat gar keine Spur von Öhrchen am Grunde, die Basis spitzt sich vielmehr ganz gleichmäßig gegen den sehr kurzen Stiel zu. Kommt vielleicht unter den fossilen Eichenarten ein oder die andere vor, die sich in dieser Beziehung mit Q. pedunculata vergleichen ließe?

Zum Behufe der Aufklärung der Sache habe ich alle durch Unger, Heer, Gf. v. Saporta und v. Ettingshausen beschriebenen und abgebildeten tertiären Eichenarten teils in Abbildungen teils in Originalexemplaren durchmustert, jedoch ohne eine anzutreffen, auf welche die Basis des Pedunculata-Blattes zurückzuführen wäre. Unter den lebenden Arten finden sich wohl einige Anklänge, und zwar bei Q. aquatica und anderen dieser nächst stehenden Formen des wärmeren Nordamerika [Q. myrtifolia Mell., Q. elliptica Née[1])]. Alle ines sind das lauter recente Formen, die sich samt der Q. aquatica von der tertiären Q. tephrodes ableiten lassen. Es muss demnach die Öhrchenbasis des Pedunculata-Blattes eine recente Bildung sein, deren Ursprung wahrscheinlich mit noch thätigen Ursachen in eine Verbindung gebracht werden kann. Es galt also diesen nachzuspüren.

Es konnte nicht fehlen, dass der Springrüssler, Orchestes quercus, zunächst in Verdacht geriet. In der That, je mehr ich den Spuren nachging, welche die eigentümliche Thätigkeit des Käfers an den Blättern dieser Eiche hinterlässt, desto mehr musste sich in mir die Überzeugung befestigen, dass die Veranlassung zu der öhrchenförmigen Erweiterung der Blattbasis, sowie auch die Kräuselung der Blattfläche am Grunde sein Werk ist; denn je näher bei der Basis der Stich erfolgt, desto stärker wächst dieselbe in der angedeuteten Weise aus.[2]) Fig. 30.

Am liebsten treibt der Orchestes sein Wesen im Walde, im Schutze

1) v. Ettingshausen l. c. T. I. Fig. 10, T. III. Fig. 9, T. IV. Fig. 7.

2) Dasselbe gilt auch von Q. sessiliflora (Fig. 31) und sehr wahrscheinlich auch von Q. Mirbeckii, wie nicht minder von anderen Quercus-Formen der Lusitanica-Gruppe, die eine am Grunde herzförmig ausgebuchtete Blattlamina haben; es muss aber die Umbildung der ursprünglich gespitzten Blattbasis in eine herzförmige bereits im Tertiär begonnen haben, wiewohl der Prozess noch gegenwärtig fortdauert.

des Waldschattens. Da sind gewöhnlich die meisten Blätter der Q. pedunculata zu knäulförmigen Büscheln zusammengedrängt, fast jedes ist stark verkürzt, eingerollt, wellig-kraus und hat eine mit großen flügelförmigen abgerundeten Öhrchen, versehene Basis (man vgl. Bd. V. S. 350—351, Bd. VII. S. 65—66). Nur die wenigen vom Stich des Insektes verschont gebliebenen zeigen die gewöhnliche engere Basisform. Der Käfer greift nicht nur die Stieleiche, sondern auch die Winter- und Flaumeiche an, doch zieht er die erstere jeder anderen vor. An manchem Blatte sind Spuren eines zwei- oder dreifachen Stichs bemerkbar: die verletzte Mittelrippe, namentlich, wenn sie in ihrem unteren Teile angestochen worden ist, erscheint wie geknickt, mehr oder weniger zurückgebogen, und der Verlauf der Seitennerven ist merklich alterirt, die Blattfläche daselbst oft unförmlich erweitert.

Es sind Indicien vorhanden, dass auch schon in früheren Perioden dieses oder ein anderes Insekt ähnliche Verletzungen den Blättern verwandter Bäume beibrachte, denn v. Ettingshausen beschreibt ein Blattfossil aus dem javanischen Tertiär als Castanopsis Goepperti (l. c. T. V. Fig. 1), das nach der Richtung des Mittelnervs und der Biegung der Sekundärnerven zu urteilen, wie mir scheint, eher auf eine Verletzung durch ein Insekt als auf eine teilweise Zersetzung im Wasser und nachträgliche Umbiegung oder Knickung schließen lässt. (Fig. 29 stellt eine Kopie der oben citirten Abbildung vor und Fig. 30 ein Blattfragment von Q. pedunculata mit Verkrümmungen der Sekundärnerven, veranlasst durch den Stich des Springrüsslers).

Das Niederblatt der Q. pedunculata ist nicht im mindesten anders beschaffen, als jenes von Q. sessiliflora und Q. pubescens. Es ist dasselbe, wie es auch bei Q. aquatica (Fig. 16, 17) vorkommt. Am schönsten ist es bei allen diesen Eichen an den ganz jungen Pflanzen, an den Stocktrieben und Wurzelschösslingen ausgebildet. An den Stammzweigen bemerkt man bei Q. sessiliflora und pubescens nur hin und wieder ein echtes Niederblatt, an jungen Exemplaren stets häufiger als an alten. Bei den letzteren zwei Arten geht es nur vorübergehend in die Tephrodes-Form über, welch' letztere gleichfalls vorzugsweise nur an jüngeren Exemplaren und an Stocktrieben angetroffen wird. Dagegen sehen wir das Keilblatt bei Q. pedunculata auch im späteren Alter des Baumes und seiner Zweige stark vertreten: manch' niederer Strauch dieser Art erscheint nur mit Nieder- und Keilblättern belaubt, als ob er uns jene Form der Pflanze vorspiegeln wollte, welche dieselbe in der Miocenzeit besaß.

Aller Wahrscheinlichkeit nach beruht die Gemeinsamkeit des Niederblatts von durchaus übereinstimmender Form bei den europäischen Roburoiden, bei den nordamerikanischen Q. aquatica Walt., myrtifolia

Mell., cinerea Michx. (Fig. 22) und den mexikanischen Q. elliptica Née, Castanea Née, crassipes Martens, nectandraefolia Liebm. und linguaefolia Liebm. (vgl. v. Ettingshausen l. c. S. 178—187) auf Gemeinsamkeit der Abstammung. Die nächste Urform, die wir als Stammtypus all' dieser heutigen, über einen großen Teil der Erde verbreiteten Eichen betrachten können, ist die tertiäre Q. tephrodes Ung., deren ungeteiltes Blatt sich in den wärmeren Gegenden des großen Verbreitungsgebiets (Vereinigte Staaten) als Haupt- oder Normalblatt noch erhalten hat.

Aus dem genannten Stammtypus ging in den Gegenden, welche jetzt dem sogen. alten Kontinente angehören, im Pliocen der Typus der Galliferae Endl. hervor, mit den Hauptformen: Q. Lusitanica, Mirbeckii, humilis im Westen und Q. infectoria Oliv. im Osten Europas, ferner Q. syriaca Ky., tauricola Ky. und anderen in Vorderasien.

Unter den Einflüssen eines kälteren Klimas verwandelte sich ein Teil der letzteren am Ausgang der Tertiär in den südlicheren Gegenden in Q. pubescens (in den nördlicheren wahrscheinlich noch früher in Q. sessiliflora), während sich in anderen Gegenden Q. tephrodes mittelbar zur Q. pedunculata gestaltete.

Wir können aber die Tephrodes-Form noch weiter zurückverfolgen, denn die Succession der Blattgestaltung lässt einen ganz allmählichen Übergang des Keilblattes in das noch ältere schmale Niederblatt erkennen. An diesem fällt uns die große Zahl der verhältnismäßig schwachen und ungleich großen Sekundärnerven auf, so z. B. bei Q. aquatica, cinerea, Castanea, pedunculata. Diese Niederblätter stimmen alle bei sämtlichen hier und bereits oben genannten Quercus-Arten in Form und Nervatur auffallend mit den Normalblättern der heutigen nordamerikanishen Q. Phellos L. überein, die überhaupt keine anderen trägt als solche. (Fig. 33, 34.) Aber genau durch die gleiche Blattform ist auch die fossile Q. palaeophellos Sap. aus dem Eocen Südfrankreichs ausgezeichnet (Fig. 27). Daraus würde wieder folgen, dass der noch ältere Urstamm der zahlreichen oben erwähnten Eichenarten die Q. palaeophellos ist, die in einer sehr wenig veränderten Form noch heutigentags lebt, als homogener, d. h. nur aus einer einzigen Blattform konstituirter Typus, während jener Urstamm nach einer anderen Seite hin einen so enormen Gestaltenreichtum entfaltet hat.

Überblick.

In den Eichen der Roburoiden-, Lusitanica-, Aquatica- und Phellos-Gruppe haben die Quercus-Arten der paläocenen Periode keine Spuren hinterlassen, gleichsam, als wenn sie in keiner phylogenetischen Beziehung zu ihnen stehen würden, obschon bei einer, der Q. arciloba Sap. et Mar. (von Gelinden) der Blattrand einigermaßen an die Lobular-

form gewisser Galleichen erinnert; dagegen trägt das Blatt von Q. parce-serrata Sap. et Mar. (auch von Gelinden) unverkennbar den Charakter der Q. Ilex zur Schau.

Die regressiven Formanklänge reichen bei den genannten Gruppen nicht weiter als bis zum mittleren Eocen zurück. Sie verraten sich vorzugsweise in den unteren echten Niederblättern der Keimpflanzen und der langen Sprosse junger Exemplare, aber auch in den Schösslingen bei alten abgestockten Bäumen. In ihrer überaus einfachen, vom gewöhnlichen Eichenblatt sehr abweichenden Form, sind sie die ältesten und primitivsten Blattgebilde des Individuums. Ihr Prototyp hatte in der eocenen Q. palaeophellos ein reelles Dasein. Etwas jünger sind die nächst höher stehenden Niederblätter an den Sprossen und Schösslingen, wie auch an den Keimpflanzen unserer Eichen, jene nämlich, welche sich durch die Keilform auszeichnen; bei ihnen zeigt sich schon eine, wenn auch schwache Buchtung des Randes; sie entsprechen auch einer geologisch jüngeren Quercus-Art der Vorzeit, nämlich der Q. tephrodes des Miocen. Es folgt hierauf in der Succession das noch jüngere Lusitanica- resp. Mirbeckii-Blatt bei der Winter- und Flaumeiche; dieses Formelement ist an den oberen Zweigen jüngerer und älterer Stämme ebensogut wie auch an den oberen Teilen kaum 1—3 cm hoher Pflanzen vertreten: ihm entspricht eine geologisch noch jüngere Quercus-Art in der Zeitfolge früherer Perioden, nämlich die pliocene auch lebend noch existirende Q. Mirbeckii (resp. Q. Lusitanica, humilis u. a.). An der Spitze des normalen Maisprosses sehen wir ferner das typische Blatt der Roburoiden, welches die Reihe der unter gewöhnlichen Verhältnissen auftretenden Formelemente beschließt: ihm entspricht die geologisch jüngste vollendete Gruppe von Eichenspecies des ganzen Stammes, die der jetzt herrschenden Roburoiden, welche erst am Ausgange des Pliocen am Schauplatze Mitteleuropas erschienen sind, aber schon in der Interglacialzeit nicht nur bei Cannstadt, sondern auch anderwärts sehr häufig sein mussten.

Wir sehen also, wie die über unermessliche Zeitperioden sich erstreckende kontinuirliche Entwicklungsreihe der Formen des Eichengeschlechts in der Entwicklungsgeschichte des Individuums vor unseren Augen gleichsam in kompendiöser Kürze sich wiederholt, ähnlich wie etwa die Evolution eines Fischleins aus dem embryonalen Zustande bis zu dem hochorganisirten Knochenfisch alle Stadien des Formenwechsels in sich begreift, welche die so gliederreiche Klasse der Fische im allgemeinen vom Silur bis zur Gegenwart durch die verschiedenen geologischen Perioden durchlaufen hat. Mit einem Wort: die Ontogenie ist ein übersichtliches Bild der Phylogenie.

Nicht alle Ureichen haben es in ihrer Formentwicklung so weit gebracht, wie diejenigen, welche zur heutigen Stiel- und Wintereiche geworden sind: manche derselben sind auf der Stufe der Q. palaeophellos

zurückgeblieben bis auf den heutigen Tag, denn die Q. Phellos Nordamerikas scheint von ihrem Urbilde sich nur wenig zu unterscheiden. Ein Teil der Urindividuen gestaltete sich aber zur Q. tephrodes; doch nicht alle Thephrodes-Inidviduen gelangten unter diejenigen Verhältnisse, welche eine Weiterentwicklung zu Galleichen hätten ermöglichen können, es blieben wieder viele zurück, die heutige Q. aquatica bildend; oder änderten sich nur wenig, indem sie die ebenfalls noch lebenden, dieser nahe verwandten Arten: Q. cinerea, elliptica, myrtifolia, Castanea u. a. erzeugten. Aber auch die Galleichen (Galliferae) verwandelten sich nicht alle in Q. sessiliflora und pubescens, dies geschah vielmehr nur mit denjenigen Individuen derselben, welche in der Vorzeit die nördlicheren Gegenden des Verbreitungsgebietes bewohnten, die übrigen erhielten sich im wesentlichen unverändert durch alle folgenden Zeiten. Und die jetzigen Q. sessiliflora und pubescens werden sich sicher in denjenigen Teilen des von ihnen bewohnten Verbreitungsgebietes, wo keine Frühjahrsfröste, keine bedeutenden Störungen durch Insekten sie erreichen, solange unverändert fortleben, bis der Marasmus senilis (der auch Arten und Gattungen nicht verschont) sie hinweggerafft haben wird, während sie dort, wo April- und Maifröste sie bedrohen und öfters den angewöhnten Wachstumsgang unterbrechen, auch sonstige Störungen nicht auszubleiben pflegen, in schizophylle Formen sich spalten, ein Vorgang, der wahrscheinlich noch Jahrtausende fortdauern wird.[1])

Schizophylle Eichen.

Mit diesem Wort möchte ich jene Eichen bezeichnen, deren Blätter einfach- oder doppelt-fiederspaltig sind mit tief eingreifenden Buchten und länglichen bis linealischen Loben. Sie umfassen eine förmliche Legion von untergeordneten, meist noch sehr schwankenden Formen, mit einem Wort: großenteils erst im Werden begriffene neue Typen, Arten der Zukunft. Das Blatt hat, wie es scheint, hin und wieder schon den höchsten Grad der Flächenzerteilung erreicht. Sie gehören verschiedenen Urstämmen an, wir wollen hier aber nur diejenigen näher in's Auge fassen, welche aus dem Phellos-Stamme hervorgegangen sind.

1) Es ist natürlich wenig wahrscheinlich, dass die hier in das Schema der Formentwicklung der Roburoiden aufgenommenen Typen als die einzigen Phasen des Formenwechsels im Laufe der vielen geologischen Zeitabschnitte zu betrachten sind: es war mir vielmehr bis jetzt nicht möglich, in ein weiteres Detail einzugehen; aber bei genauerer Untersuchung der mannigfachen Formen des Niederblatts dürfte es nicht schwer fallen, auch andere Anklänge darin zu finden. Denn das unterste Niederblatt geht nicht unmittelbar, sondern durch eine Unzahl von allmählichen Modifikationen in das buchtige Blatt über, nur sind nicht an jedem Individuum all' diese Formübergänge vertreten. Ich möchte z. B. auf den in Fig. 35 veranschaulichten Fall aufmerksam machen.

Unter den nordamerikanischen Eichen dieser großen Gruppe wären zunächst Q. alba, macrophylla und Prinus zu erwähnen (sämtlich auf die miocene Q. thephrodes zurückführbare Arten), die auffallend zur Schizophyllosis inkliniren. Allein ich habe noch nicht Gelegenheit gehabt, dieselben in ihrer Heimat zu beobachten; die Wahrnehmungen aber, die ich an etlichen Bäumen im Grazer botanischen Garten und sonst gemacht habe, reichen nicht aus, um die Sache näher zu beleuchten.

Die Schizophyllen des mittleren und südlichen Europa bilden teils eine Fortsetzung, d. i. eine Weiterentwicklung des Roburoiden-Typus, teils konstituiren sie einige selbständige, den Roburoiden parallel laufende Arten. Letztere sind pubescent und werden von den Autoren teilweise der Q. pubescens (sensu ampl.) beigezählt, aber sie haben nicht nur tomentöse Blätter und Fruchtbecher, sondern auch zehr zahlreiche dachziegelartig stehende, allmählich zugespitzte Becherschuppen, wodurch sie keineswegs unter die Roburoiden hineinpassen.

Q. Tozza Bosc., die westlichste der europäischen Schizophyllen — kenntlich an den weit umherkriechenden Wurzeln, einfach- bis zweifach-fiederspaltigen oberseits sternhaarigen, unterseits gegen den Herbst fuchsig-braunen dichtfilzigen Blättern und den locker anliegenden, allmählich zugespitzten (aber stumpf endigenden) mittleren Becherschuppen — kommt in ihrer typischen Form gegenwärtig nur auf der pyrenäischen Halbinsel, von den Pyrenäen bis zur Sierra Nevada und im südwestlichen Frankreich in der Nähe der Pyrenäen vor. In Spanien tritt sie in manchen Gegenden als ansehnlicher waldbildender Baum auf; aber schon im südlichen Frankreich verliert diese Eiche an Bedeutung, indem sie hier sehr häufig nur als meterhoher Strauch erscheint: β humilis De Cand.

Am nächsten steht der Tozza-Eiche Q. pinnatifida Vuk. (Formae Querc. croat. p. 10, t. 3), von welcher der Autor sagt: »Copiosa in montanis, sed passim dessecata rarius excrescit; ad pagum Planina exstat arbor excelsa, certe decus Quercuum pubescentium.« Aber nicht nur durch Kroatien ist diese Eiche stark verbreitet, sie wächst auch im benachbarten wärmeren Steiermark auf niedrigen Kalkbergen bis 600 m. Von Q. Tozza ist sie im ganzen nicht viel verschieden, man kann sagen, dass sie eine durch das rauhere Klima bedingte Modifikation derselben darstellt: die Blätter sind auch hier einfach- bis zweifach-fiederspaltig, doch werden niemals so schmale Blattzipfel angetroffen, wie so häufig bei Q. Tozza; das Toment der Blätter ist nicht so dicht und wird im Sommer bräunlich-grau, nicht aber fuchsig-braun; auch erhält sich dasselbe vorzugsweise nur an den Rippen und Sekundärnerven, im übrigen verkahlt das Blatt gern im Laufe des Sommers und erscheint sogar oberseits glänzend, wird aber nie so steif wie bei Q. Tozza. In gleicher Weise ist auch das Toment der Cupula mehr grau als fuchsig-braun.

An diese Form reiht sich die benachbarte durch Kroatien und das süd-

liche Steiermark verbreitete Q. longiloba Vuk. (l. c. p. 14) an. Von ihr sagt v. Vukotinović: »Quoad folia Q. pinnatifidae simillima, sed fructibus longe distat«, indem nämlich die sehr zahlreichen Becherschuppen nur am Grunde und am Rande etwas tomentös sind, am vorgewölbten Rücken aber kahl, so dass die Cupula außen bräunlich-rot erscheint; die unteren Becherschuppen sind fein zugespitzt.

Ich fand diese Eiche teils als Baum, teils als Strauch zum ersten Male 1881 am Svetina-Berge bei Cilli in Untersteiermark bei 650 m, dann aber 1885 bei Gösting und S. Gotthard nächst Graz. Die grundständigen Äste und Stocksprossen tragen meist doppelt-fiederspaltige Blätter mit lineallänglichen Zipfeln und Lappen, an den fruchttragenden Zweigen sind aber dieselben nur einfach-fiederlappig mit länglichen Loben, was als eine Art Heteromorphie des Blattes bezeichnet werden könnte (Fig. 6).

Wahrscheinlich werden sich diese zwei letzteren Formen auch anderwärts im südlichen Europa finden, oder sie sind vielleicht schon öfter beobachtet, aber mit den folgenden verwechselt worden. Eine Bemerkung A. de Candolle's im Prodr. (XVI. p. 12) lässt sogar vermuten, dass die eine oder die andere derselben, oder Q. Tozza selbst, am Libanon vorkommt, da sich sub No. 336 im Herb. Boissier von Dr. Kotschy 1855 eingelegte Zweige von dort finden, die der Blattform nach möglicherweise einer der genannten drei Formen angehören, wegen der zu wenig entwickelten Früchte aber eine genauere Bestimmung nicht zulassen. An eine wirkliche Identität ist aber schon der abweichenden Behaarung wegen nicht zu denken.

Was die folgenden Schizophyllen anbelangt, so sind sie gegenwärtig vorzugsweise in den östlichen Mittelmeerländern heimisch, vor allen Q. conferta Kit., die man als Hauptform ansehen kann, sowie Q. Tozza als Hauptspecies der südwesteuropäischen. Das Blatt ist bei denselben allerdings auch tief eingeschnitten, aber die Loben und Zipfel sind nicht so lang und so schmal wie bei den vorigen, sondern einfach länglich oder länglich-lanzettlich, bisweilen auch breiter, stumpf oder spitz. Nie ist dasselbe wirklich doppelt-fiederspaltig; die größten Loben (stets über der Mitte der Lamina) haben auf dem der Basis zugewendeten Rande 1 oder 2 Kerbzähne oder Läppchen, auf dem entgegengesetzten aber 0 oder höchstens 1. Das Toment der Blätter, dem viel einfache Haare beigemischt sind, erscheint im Sommer und Herbst bräunlich-grau, nie fuchsig-braun.

Q. conferta ist gegenwärtig über Kroatien, Slavonien, den Banat, Serbien, Macedonien, Rumelien und Griechenland, man kann sagen: so ziemlich über die ganze Balkanhalbinsel verbreitet. — Eine nicht geringere Verbreitung hat Q. aurea Wierzb. Kotschy (Eichen Eur. und d. Orients, T. IV). Diese nach De Candolle mit Q. Aesculus L. sp. p. 1414 und mit Q. Streimii Heuffel (Prodr. XVI, p. 9) identische Eichenart kommt in Siebenbürgen und im Banat vor, aber auch in Piemont, in der Lombardei,

im Venetianischen und, nach FREYN[1]) in Istrien. Sie ist von der vorigen durch halbkugelige Fruchtbecher, kleinere gegen den Rand der Cupula nicht verlängerte und locker abstehende, sondern vielmehr dicht anstehende Schuppen, ferner auch durch die gegen die Basis zugespitzte oder kurz zusammengezogene, höchstens ganz seicht ausgebuchtete, nie aber wirklich herzförmige Blattlamina und durch eine geringere Zahl von Loben (auf jeder Seite nur 6—8) zu unterscheiden.

Mit der von KOTCHY beschriebenen und abgebildeten Eiche stimmt, nach DE CANDOLLE (Herbarexemplaren zufolge), die Form WIERZBICZKI's gar nicht überein. Auch bei der istrischen sind große Schwankungen nachweisbar, indem die Blätter an einzelnen Zweigen nur seicht, bei anderen wieder tief gebuchtet sind; ebensowenig zeigt sich eine Beständigkeit in der Beschaffenheit der Früchte. Es ist hier überhaupt noch nicht zu einem stabilen Artentypus gekommen.

Ähnlich dürfte es sich auch mit Q. vulcanica Boiss. Kotchy (l. c. T. 18) verhalten, wenn man dieselbe in ihrer weiteren Verbreitung verfolgen würde. Auch bei dieser ist das Blatt am Grunde nicht herzförmig, sondern spitz zulaufend oder kurz zusammengezogen, die Zahl der Loben auf jeder Seite beträgt aber nur 4—6. Bisher wurde sie von KOTCHY nur am lycischen Taurus (Karadagh) auf vulkanischem Boden bei 1300 m beobachtet.

Bei den beiden letzteren Eichen ist der Blattstiel $1\frac{1}{2}$—2 cm lang, also beträchtlich länger als bei Q. Farnetto Ten., die wohl in der Beschaffenheit der Cupula und deren Schuppen mit Q. aurea und vulcanica, in allen Eigenschaften des Blattes aber mit Q. conferta übereinstimmt, daher als deren italische (über Calabrien verbreitete) Varietät betrachtet werden kann.

Wollte man dem Artbegriff im früheren konservativen Sinne eine Konzession machen, so könnte man Q. Tozza, pinnatifida und longiloba als Varietäten einer Species, etwa zu Q. Tozza sensu ampliori zusammenfassen, und Q. conferta, Farnetto, aurea und vulcanica anderseits als ebenso viele Varietäten eines gemeinschaftlichen Stammtypus vereinigen und letzteren mit dem Namen Q. conferta sensu ampl. bezeichnen. Im ganzen aber würde hierdurch nicht viel gewonnen sein. Nicht um ein Jota würden alsdann die Schwierigkeiten, welche in dem so mannigfaltigen Ineinandergreifen der Charaktere, in der, man möchte sagen, rücksichtslosen Zerreißung des Zusammengehörigen durch die Natur selbst bestehen, geringer werden.

Was soll z. B. der Systematiker dem folgenden Faktum gegenüber beginnen? Ein Baum steht da, mitten in Spanien; seine Blätter sind teils ein-

1) Nachträge zur Flora von Süd-Istrien. Verhandl. der k. k. zoolog.-botan. Gesellsch. in Wien. 1881, Bd. XXXI, S. 386.

fach-, teils doppelt-fiederspaltig mit schmalen linealischen Loben und Zipfeln, oberseits dunkelgrün, unterseits im Sommer mit einem dichten fuchsig-braunen Filz überzogen. Das ist denn doch eine echte Q. Tozza, möchte man sagen. Mit nichten! die Fruchtbecher und deren Schuppen gleichen ja in allem und jedem denen einer Q. lusitanica! Im Herbar Freyn kann man einen Zweig dieses Baumes sehen. Wieder ein anderes Mal begegnen wir einer Q. Tozza mit kleiner, seicht-schüsselförmiger Cupula, woran ei-lanzettliche, nur am Rande etwas tomentöse, sonst kahle rötlich-braune Schuppen stehen, wie wir sie so oft bei roburoiden Eichen antreffen!

Aber, dürfte jemand einwenden, solche Fälle werden doch selten sein, und man könnte sie vielleicht als Ausnahmen betrachten. Auch dieser Trost ist leider hinfällig. Man suche nur, und man wird bald finden, dass solche Fälle in manchen Gegenden häufiger sind, als es sich mit einer Ausnahme verträgt, während sie in anderen zur Regel gehören. Allein einen systematischen Begriff kann man darauf dennoch nicht gründen, weil jeder nächste Fall etwas anders ist.

Immerhin hat die Mehrzahl jener Eichenbäume, welche in der Beschaffenheit des Laubes den Charakter der Q. Tozza tragen, eine vertiefte, becherförmige, dickwandige Cupula mit tomentösen bräunlichen, dichtstehenden Schuppen, die aus wenig verbreiterter Basis allmählich und gleichmäßig zugespitzt sind, ohne höckerige oder warzige Verdickungen am Grunde. Und diese Eigenschaft des Fruchtbechers und seiner Schuppen können wir mit Recht als typisch für Q. Tozza betrachten und im wesentlichen (wenn wir von der Behaarung absehen) auch für die übrigen Schizophyllen.

Wir finden bei Q. sessiliflora, ebensogut wie auch bei Q. pedunculata häufig genug eine forma pinnatifida, mit einfach- bis zweifach-fiederspaltigem Blatt mit schmalen Loben, doch ohne an den Früchten etwas Abweichendes oder irgendwie Charakteristisches zu bemerken, es ist aber gleichwohl denkbar, dass wenigstens zeitweise, vorübergehend neue Charaktere an denselben auftreten.

Ist die Umwandlung einer gewöhnlichen Roburoiden in die schizophylle Form vollzogen, so scheint es, dass die Pflanze alsdann die Fröste besser ertragen kann, als es sonst der Fall wäre, denn ich habe nirgends an wirklichen Schizophyllen eine Auflösung in verschiedene Formelemente beobachtet, obschon ich besonders solche Bäume und Sträucher in's Auge gefasst habe, welche am meisten exponirt sind, wo nämlich der April- und Maifrost öfters schon förmliche Verwüstungen an Buchen, Haseln und Eichen in der Nähe angerichtet hat. Es erfolgt keine Spaltung der Blattform mehr, und das Element der Galleichen kommt daran nicht mehr deutlich zum Vorschein, wenigstens nicht an älteren Individuen, dagegen pflegen die Blätter der

Stocksprossen und grundständigen Äste tiefer eingeschnitten und überhaupt stärker zerteilt zu sein, als die der gipfelständigen Äste und Zweige.

Gerät eine gegen Fröste empfindliche Eiche an eine solche exponirte Stelle (gewöhnlich am Waldsaum, der von thalabwärts ziehenden Winden bestrichen wird), so treten nach jedem Frühjahrsfroste dieselben Erscheinungen ein, welche bereits eingangs beschrieben wurden. Das Dickblatt (Mirbeckii- oder Lusitanica-Form) entwickelt sich aus denjenigen Knospen, welche beim Eintritt des Frostes eben im Begriffe waren, aufzubrechen. Das tief eingeschnittene Schmalblatt erscheint erst an den ungefähr zur Zeit der Sonnenwende oder später hervorbrechenden Sprossen, welche aus den Terminalknospen der verkürzten Triebe entstehen.[1])

Diese beiden Blattformen sind zunächst ziemlich gleich stark am Baume vertreten und würden, mit einander vereint, als Resultirende die normale Blattform geben. Bringt das nächste Jahr keinen Frost im April oder Mai, so vereinigen sich die beiden Elemente oder Komponenten auch wirklich mit einander: aus den zusammengeflossenen und mit einander vermischten Assimilationsprodukten (welche im Vorjahre die beiderlei Blätter geliefert haben) entwickelt sich nur eine einzige gemeinsame Blattform, nämlich die normale. Ist aber auch das folgende Jahr ein Frostjahr, so kommt das Dickblatt in geringerer Zahl zum Vorschein, dafür aber das tief eingeschnittene in einer um so reichlicheren Menge. Ist daher das nächstfolgende Jahr auch kein Frostjahr, so muss durch die Vereinigung der beiderlei Formelemente dennoch ein Blatt entstehen, welches etwas deutlicher den Charakter der Schizophyllen trägt. Was für Folgen 3, 4 und mehr auf einander folgende Frostjahre demnach für die Gestaltung der Pflanze an einer solchen exponirten Stelle haben müssen, wird man nun leicht begreifen: immer seltener wird dasjenige Element auftreten, welches den Galleichen entspricht, bis es endlich, wenn die Umwandlung in die Schizophylle beendet ist, völlig ausbleibt. Es nicht einmal nötig, dass die Frostjahre unmittelbar auf einander folgen, die Wirkung bleibt nicht aus, auch wenn frostfreie Jahrgänge dazwischen kommen, nur hält alsdann die Metamorphose einen langsameren Gang ein.

Ich kann mir nicht anders erklären, warum denn gerade an solchen Stellen die schizophyllen Eichenformen so häufig sind. Jede Art oder Abart der Roburoiden hat daselbst ihre schlitzblättrige Parallelform: die Q. sessiliflora communis ihre f. pinnatifida, die Q. lanuginosa Thuill. ihre f. pinnatifida etc. etc.

Werfen wir noch einen Blick auf jenes Element, das einen so mächtigen Einfluss auf die Gestaltung unserer Eichen ausübt, die Tendenz zur

---

1) Q. pedunculata treibt gewöhnlich gegen Ende Juli und im August von neuem. Auch dieser Trieb liefert schmale, oft sehr tief eingeschnittene, nicht selten einfach- bis zweifach-fiederspaltige Blätter.

Schizophyllosis. Wir sehen es erst gleichsam schüchtern und wie verstohlen an dem einen oder anderen Zweige des Baumes hervortreten; aber es ist auf einmal da; es äußert sich nicht in einer allmählichen Abänderung des Blattes, sondern entspringt aus einer längst dagewesenen Urform desselben, aus jener der Q. palaeophellos, zu welcher also die Pflanze zurückgreift, um daran eine neue Schöpfung zu knüpfen: die Zerteilung. Dieses Element ist, sage ich, nicht etwa dadurch in seinen Anfängen schwach, als ob es von der Normalgestalt des roburoiden Blattes zu wenig different wäre, im Gegenteil, es bildet zu dieser sofort einen grellen Gegensatz, aber es ist anfangs schwach, weil es nur an ein und dem anderen Zweiglein des Baumes zum Vorschein kommt. Nun aber haben wir die nächsten (auslösenden) Ursachen kennen gelernt, welche demselben nach und nach die Herrschaft sichern.

Dürfen wir hierin auch ein Bild des Umwandlungsprozesses anderer Pflanzenarten erblicken?

Schlusswort.

Das sind die Resultate meiner jüngsten Eichenstudien. Ich glaube aber, dass, wenn auch die Idee, die ich hier niedergelegt habe, der fleißigen und gewissenhaften Beobachtung entsprungen, die ich den Eichen seit einigen Jahren gewidmet habe, dieselben vielleicht schon seit langer Zeit auch von anderen Forschern, die auf einem ähnlichen Wege in der bedeutungsvollen Frage über das Werden der Pflanzenarten sich der Wahrheit zu nähern suchen, gehegt werden. Das gilt als gewiss bezüglich einiger leitender Gedanken, welche die zeitweise Wiederkehr fossiler Formen betreffen; denn es war bereits in den Jahren 1877—1880, als Prof. C. v. Ettingshausen[1]) die Ansicht äußerte und durch Belege mit zahlreichen Beispielen von Erscheinungen an lebenden und fossilen Pflanzen begründete, dass unter gewissen Umständen an lebenden Arten Gestaltungen zum Vorschein kommen, welche nicht anders als im phylogenetischen Zusammenhange mit fossilen Arten, also mit Hinweisung auf vorausgegangene Species, die als deren Urformen zu betrachten wären, erklärt werden können. Er nennt sie regressive Formerscheinungen.

Nicht minder gereicht es mir zu großer Befriedigung, zu sehen, dass Herr Dr. Focke in Bremen bereits vor längerer Zeit durch Beobachtungen an gescheckten Varietäten des Hülsenstrauches (Ilex Aquifolium) die Thatsache der zeitweiligen Trennung und Wiedervereinigung der Merkmale konstatirt hat. Seine Ansichten über Rubus Leesii Babingt. (Je-

1) Beiträge zur Erforschung der Phylogenie der Pflanzen. Denkschr. der k. Akad. der Wissensch. in Wien, mathem.-naturw. Klasse, Bd. XXXVIII. und XLIII. — Vorläufige Mitteilungen über phyto-phylogenetische Untersuchungen. Sitzungsber. der k. Akadem. der Wissensch. in Wien, mathem.-naturw. Klasse, 1879, Bd. LXXX.

naische Zeitschrift V. Bd. 1. Heft) stimmen in allen Punkten, wo Beziehungen mit den Eichen bestehen, mit meinen Anschauungen überein. Aus seinen brieflichen Mitteilungen entnehme ich gleichfalls, dass er über das Wesen und die Bedeutung der Niederblätter der Pflanzen ähnlich denkt wie ich. Der von seinen freundlichen Mitteilungen ausgegangenen Anregung verdanke ich zum Teil den Entschluss, auch meine Gedanken darüber bestimmter und ausführlicher zu präcisiren.

Vor allem bin ich aber dem Herrn Prof. Dr. Const. Freih. v. Ettingshausen, k. k. Regierungsrat für die freundliche Unterstützung, die er mir durch Rat und That, und besonders dadurch, dass er mir die wissenschaftlichen Schätze des phytopaläontologischen Institutes zum Behufe meiner Studien in liberalster Weise zur Verfügung stellte, zum innigsten Danke verpflichtet. Meinen tiefgefühlten Dank spreche ich hiermit auch dem Herrn Fárkas Ritter v. Vukotinović, k. emer. Obergespan in Agram aus, dafür, dass er die Güte hatte, mir eine sehr schätzenswerte Kollektion von kroatischen Eichen zu überlassen, und meinem verehrten Studiumskollegen Herrn J. Freyn in Prag für die gütige Übersendung seiner reichhaltigen Eichensammlung, sowie auch für die freundlichen Ratschläge, durch welche er mir bei der Benützung derselben behilflich war.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Normalblatt von Q. sessiliflora.
Fig. 2. Normalblatt von Q. pedunculata.
Fig. 3. Blatt von Q. pedunculata, tief gelappt, mit spitzer Basis. Nach einem Naturselbstdruck.
Fig. 4. Blattumrisse von Q. pedunculata f. pinnatifida vom ersten Trieb eines Stocksprosses.
Fig. 5. Desgleichen, vom zweiten Trieb desselben Sprosses.
Fig. 6. Blatt von Q. longiloba Vuk. von einem der unteren Äste des Baumes.
Fig. 7 u. 8. Blätter von Q. Mirbeckii du Roi, von kleineren Dimensionen.
Fig. 9. Blatt von Q. Mirbeckii antiqua Sap. aus der Auvergne (jüngeres Pliocen). Nach Saporta.
Fig. 10. Blattumrisse von Q. sessiliflora, auf das Formelement der Q. lusitanica DC. hinweisend.
Fig. 11. Blatt von Q. sessiliflora, dem Formelement der Q. Mirbeckii nächst verwandt.
Fig. 12 u. 13. Blätter der Q. sessiliflora, dem Formelement der Q. humilis Lam. angehörig, von ein und demselben Strauch. Umrisse.
Fig. 14 u. 15. Q. humilis Lam. (Q. lusitanica Sap.) aus dem jüngsten Pliocen des südlichen Frankreich. Fig. 14 nähert sich derjenigen Form, welche auch bei der lebenden mitteleuropäischen Q. sessiliflora häufig wiederkehrt; vergl. Fig. 13. Nach Saporta.
Fig. 16—20. Blätter von Q. aquatica Walt. Fig. 16 und 17 stellen zwei Niederblätter vor. Umrisse und Hauptgeäder.

Fig. 21. Blattumrisse von Q. tephrodes Ung., von Radoboj in Kroatien (Miocen).

Fig. 22. Blatt von Q. cinerea Michx. Niederblatt.

Fig. 23. Unterstes Niederblatt der Q. pedunculata von einem Stocksprosse.

Fig. 24—26. Keilblatt (Tephrodes-Form) von Q. pedunculata, Fig. 24 nähert sich in der Form dem Niederblatt.

Fig. 27. Blatt von Q. palaeophellos Sap. aus dem Gyps von Paris (Eocen).

Fig. 28. Q. macilenta Sap., der Q. palaeophellos nächst verwandt, aus dem Grobkalk von Paris (Eocen).

Fig. 29. Blattfragment von Castanopsis Goepperti Ett. von Java (Tertiär).

Fig. 30. Blatt von Q. pedunculata, durch den Stich des Springrüsslers und das Miniren der Larve desselben entstellt, mit abnormem Verlauf der Sekundärnerven.

Fig. 31. Blatt von Q. sessiliflora, durch die gleichen Ursachen entstellt wie in Fig. 30.

Fig. 32. Unterstes Niederblatt der Q. sessiliflora, von einer sehr jungen Pflanze.

Fig. 33 und Fig. 34. Blatt von Q. Phellos L. Fig. 34 von einer Seitenknospe des Sommertriebs (schließt sich in Form, Größe und Nervatur enger an Q. palaeophellos und Q. macilenta an).

Fig. 35. Eines der oberen Niederblätter von einem kräftigen Stockspross der Q. sessiliflora.

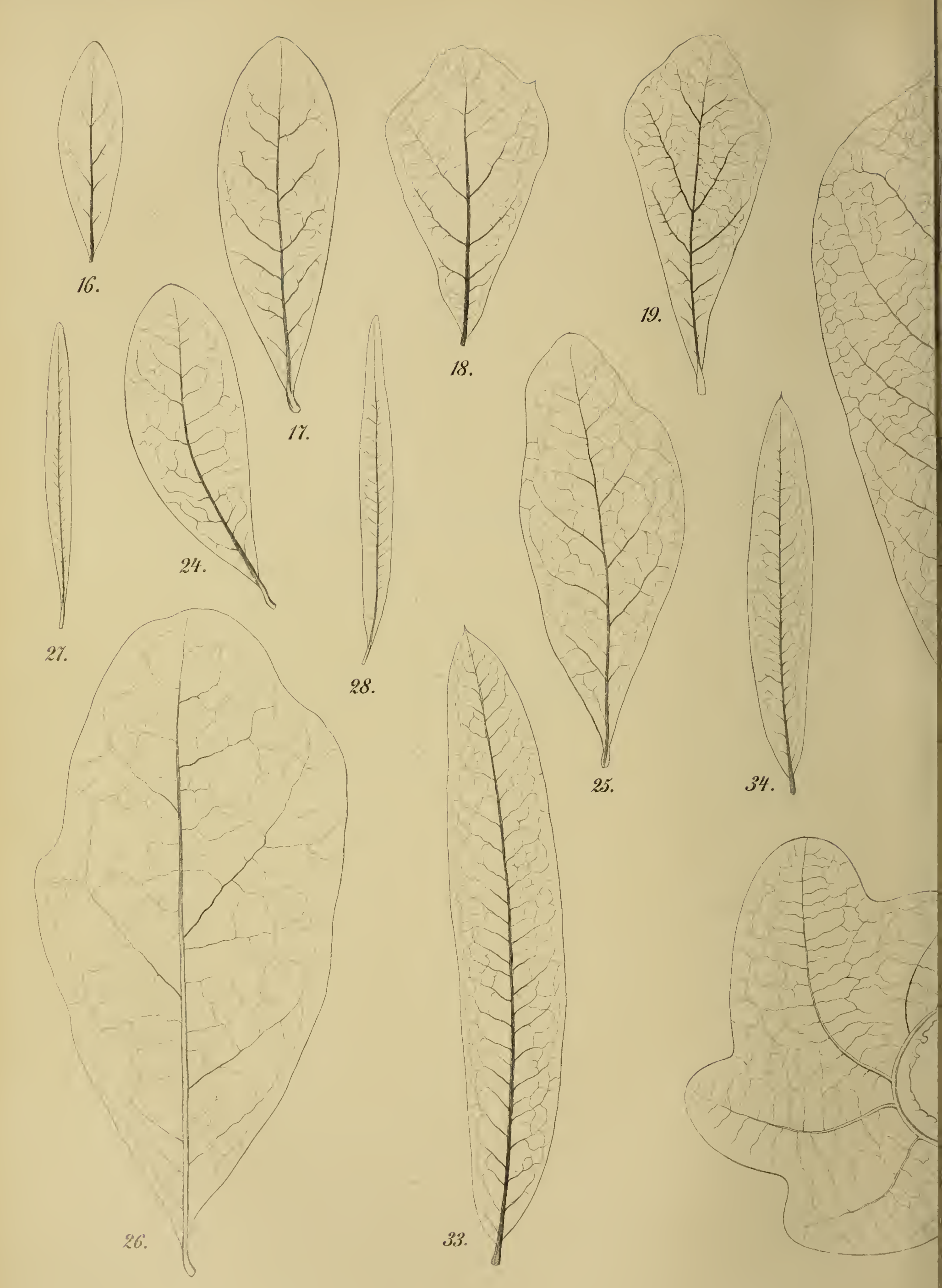


Verlag v. Wil

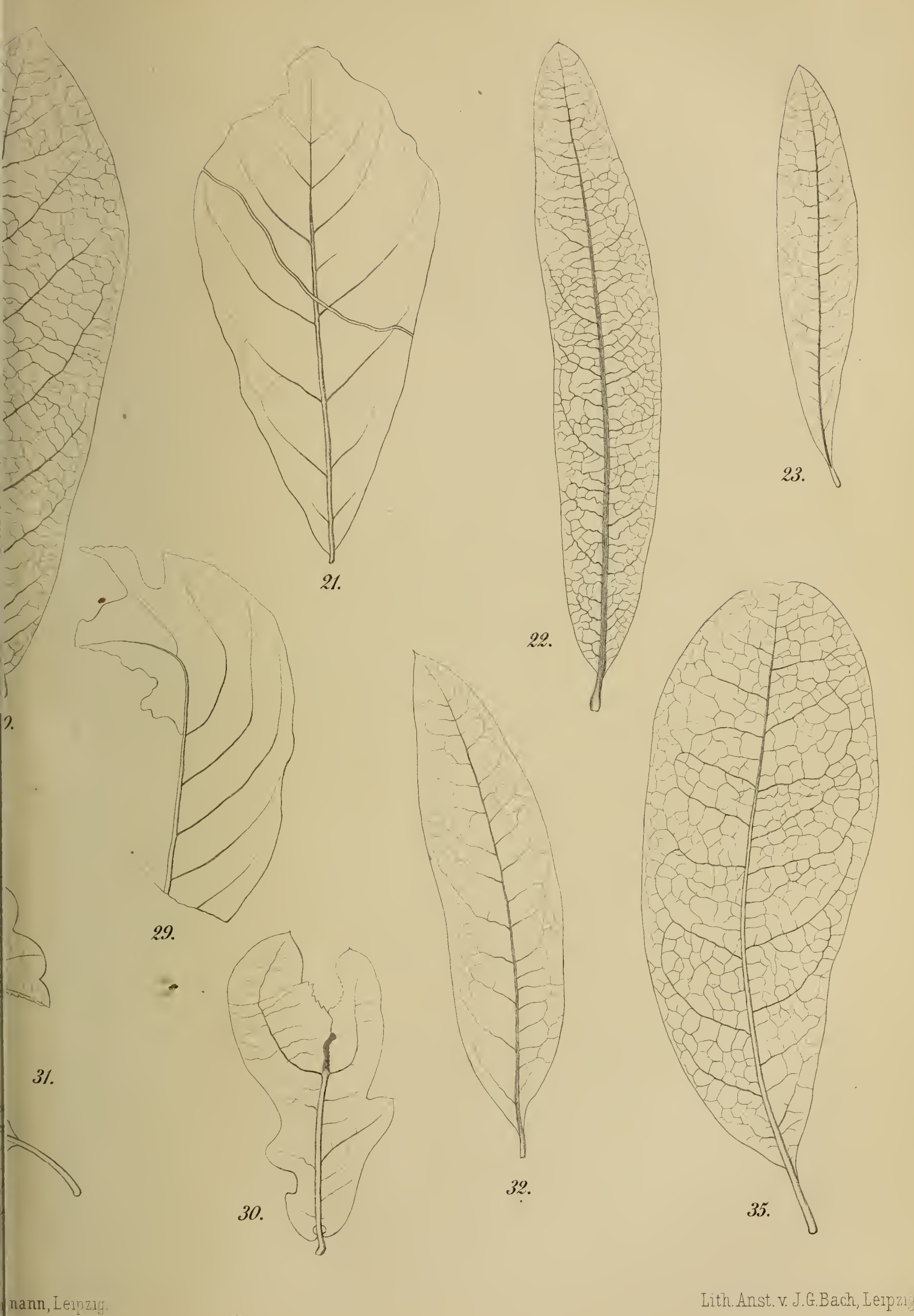


gelmann, Leipzig.

Lith. Anst. v J. G. Bach, Leipzig



Verlag v Wilh. E



nann, Leipzig.

Lith. Anst. v. J.G. Bach, Leipzig.